

E. Thenius **Grundzüge  
der Faunen- und  
Verbreitungs-  
geschichte  
der Säugetiere**



**Gustav Fischer Verlag  
Stuttgart · New York**

Einem allgemeinen Teil über Methoden der Tiergeographie, Ergebnisse der erdgeschichtlichen Datierung, Faktoren der Säugetierausbreitung, Taxonomie der Säugetiere und Bedeutung der Paläogeographie (Landbrücken, Kontinentalverschiebung) für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere folgt der Hauptteil mit einer Übersicht über heutige tiergeographische Regionen, Faunengeschichte der einzelnen Kontinente seit dem Mesozoikum und Verbreitungsgeschichte sämtlicher rezenter Säugetierordnungen. Den Abschluß bilden ein Überblick über das System der Säugetiere (samt Verbreitung) sowie ein ausführliches Literaturverzeichnis.

---

**Thenius**

**Die Evolution der Säugetiere**

Eine Übersicht über die Ergebnisse und Probleme

1979. X, 294 S., 88 Abb., 2 Tab.,  
Tb. DM 19,80 (UTB Nr. 865)

**Rensch**

**Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert**

1979. VIII, 267 S., 16 Abb., kart.  
DM 20,-

**Schwidetzky**

**Rassen und Rassenbildung beim Menschen**

Typen – Bevölkerungen –  
Geographische Variabilität  
1979. VI, 130 S., 47 Abb., 7 Tab.,  
Tb. DM 14,80

**Protsch**

**Catalog of Fossil Hominids of North America**

1979. X, 86 pp., 3 fig., pb. DM 26,30

**Laughlin/Harper**

**The First Americans:  
Origins, Affinities and Adaptations**

1979. XII, 340 pp., many fig., cloth  
DM 52,-

---

**Gustav Fischer Verlag**

**Stuttgart · New York**

Sonst. Afgr.

VI. 84

Zürich



Erich Thenius

Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere  
2. Auflage



# **Grundzüge der Faunen- und Verbreitungs- geschichte der Säugetiere**

**Eine historische Tiergeographie**

**Von Dr. Erich Thenius**

o. Univ.-Professor für Paläontologie und Vorstand des Instituts für Paläontologie  
an der Universität Wien

Zweite, völlig neubearbeitete Auflage

Mit 112 Abbildungen und 5 Tabellen



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · 1980

**CIP – Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek**

**Thenius, Erich:**

Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere: e. histor. Tiergeographie/  
von Erich Thenius. – 2., völlig neubearb. Aufl. – Stuttgart: Fischer, 1980. 1. Aufl. u. d. T.: Thenius,  
Erich: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. ISBN 3-437-30312-0

Ausgabe in der Bundesrepublik Deutschland

Alle Rechte vorbehalten

© VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 1980

Printed in the German Democratic Republic

Gesamtherstellung: Druckerei „Magnus Poser“, Jena

**Dem Andenken  
an A. R. Wallace und A. Wegener  
gewidmet**



## Vorwort zur 2. Auflage

Die Tatsache, daß die 1. Auflage bereits nach zwei Jahren vergriffen war, zeigte, daß im Schrifttum eine echte Lücke vorhanden war, die durch dieses Buch geschlossen werden konnte. Dies und die zahlreichen positiven Rézensionen aus dem In- und Ausland lassen eine 2. Auflage wünschenswert erscheinen. Wenn diese erst mit beträchtlicher Verzögerung herauskommt, so war außer der Verhinderung des Autors durch andere Verpflichtungen auch die Überlegung ausschlaggebend, entsprechend dem Wissensfortschritt eine inhaltlich weitgehend neue und erweiterte Auflage zu gestalten. Die Erweiterung betrifft sowohl den allgemeinen Teil als auch den Hauptteil sowie die Literatur. Im Hauptteil sind den in der 1. Auflage nicht berücksichtigten Säugetierordnungen (Monotremata, Dermoptera, Chiroptera und Tubulidentata) nunmehr eigene Abschnitte gewidmet worden. Somit sind sämtliche rezenten Säugetierordnungen nicht nur in der Faunen-, sondern auch in der Verbreitungsgeschichte besprochen worden. Die Hominiden wurden — entsprechend dem Buchtitel — auch diesmal nicht aufgenommen.

Seit Niederschrift der 1. Auflage konnten auf verschiedenen Gebieten (Paläogeographie, Stratigraphie, Paläofaunistik, Phylogenie) neue Befunde und Ergebnisse gewonnen werden, die in der neuen Auflage nach Möglichkeit berücksichtigt wurden. Freilich mußten auch diesmal verschiedene Probleme in taxonomischer bzw. phylogenetischer Hinsicht offengelassen werden. Da es sich überdies um sehr heterogene Wissenschaftsgebiete handelt, die von den Erdwissenschaften, wie etwa der Geophysik, bis zu den Biowissenschaften mit der Genetik und Serologie reichen, erscheint es verständlich, daß Vollständigkeit nicht erzielt werden konnte. Die 2. Auflage ist weitestgehend auf den neuesten Stand gebracht worden, ohne daß der Umfang wesentlich erweitert wurde. Manche Kapitel, wie Paläogeographie und der Abschnitt über Methoden und Ergebnisse der erdgeschichtlichen Altersdatierung, wurden völlig neu abgefaßt und angesichts der in den letzten Jahren erzielten Fortschritte auch etwas erweitert, wobei das Kapitel Paläogeographie auch abbildungsmäßig neu gestaltet wurde.

Außerdem wurde versucht, vor allem die Abbildungen des Kapitels über die vorzeitlichen Säugetierfaunen der einzelnen Kontinente neu und zugleich didaktisch besser zu gestalten. Dadurch konnte die verschiedentlich nicht zu Unrecht kritisierte gedrängte figurale Darstellung aufgelockert und die vielleicht zu irrgen Vorstellungen Anlaß gebende räumliche Anordnung der Figuren vermieden werden.

Es erscheint verständlich, daß angesichts des beschränkten Umfanges und der Zielsetzung des Buches auch diesmal ein Eingehen auf Detailfragen der Verbreitungsgeschichte weder möglich noch beabsichtigt war. Dies gilt in ähnlicher Weise auch für die Illustrationen. Mit Absicht wurde von der Abbildung von fossilen Originalfunden abgesehen. Diese finden sich in der „Stammesgeschichte der Säugetiere“ (Handbuch der Zoologie 8/2, Berlin 1969) in großer Zahl dargestellt. Eine nur einiger-

maßen vollständige Erfassung wichtiger Fossilfunde hätte den Umfang des Bandes wesentlich erweitert.

Das Grundkonzept wurde beibehalten, hat es sich doch bereits bei W. B. SCOTTS Werk „A History of Land Mammals in the Western Hemisphere“ (1937, 1962) bestens bewährt. Die Trennung in eine nach Kontinenten gegliederte **Faunen-Geschichte** und eine **Verbreitungs-Geschichte** der einzelnen systematischen Einheiten wurde mit Absicht vorgenommen und bedeutet keine Wiederholung. Sie wurde auch im Titel berücksichtigt. Besonders die Schilderung der Faunengeschichte erscheint zum Verständnis des Entstehens der gegenwärtigen Faunenregionen wesentlich.

Dem Verlag sei auch an dieser Stelle dafür gedankt, daß zahlreiche Abbildungsvorlagen geändert bzw. neu gestaltet werden konnten. Wie bereits in der 1. Auflage mußte von der Nennung sämtlicher ausgewerteter Arbeiten abgesehen werden, um den Rahmen nicht zu sprengen. Sie finden sich bis 1969 im „Handbuch der Zoologie 8/2“ (Stammesgeschichte der Säugetiere). Zu den bereits im Vorwort der 1. Auflage genannten Übersichtswerken sei noch „The Age of Mammals“ von B. KURTÉN (London 1971) hinzugefügt.

Auch diesmal wurde die Reinschrift in bewährter Weise von Frau Fachinspektor M. Tschugguel besorgt. Die Umzeichnungen führte Frau Emy Neubauer durch. Verschiedene Hinweise und Ergänzungen verdanke ich Frau Dr. R. ANGERMANN, Berlin. Allen Genannten sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Einzelne zwischen Abschluß des Manuskriptes und der Drucklegung erzielte Ergebnisse wurden in Form von Nachträgen (S. 348) berücksichtigt. Sie sind im Text durch ein \* gekennzeichnet.

Für Hinweise und sachliche Kritik bin ich stets dankbar. Möge auch die 2. Auflage bei den Lesern eine geneigte Aufnahme finden.

Wien, im Frühjahr 1979

ERICH THENTIUS

## Aus dem Vorwort zur 1. Auflage

Die Verbreitung der Tiere und Pflanzen hat bereits frühzeitig das Interesse der Naturforscher auf sich gezogen. Da das heutige Verbreitungsbild in vielen Fällen nicht allein durch gegenwärtig wirksame Faktoren zu erklären ist, müssen zusätzlich historisch bedingte Ursachen angenommen werden. Ähnlich wie in der Gegenwart kam es in der Vorzeit wiederholt zur Ausbreitung einzelner Arten oder ganzer Tierstämme (Prochorese **TERMIER**) bzw. zu ihrem Verschwinden und damit zu einem dynamischen Geschehen, bei dem enge Wechselbeziehungen zwischen stammesgeschichtlichem Wandel und Wechsel der Oberflächengestaltung der Erde bestehen.

Das Fehlen einer modernen, zusammenfassenden Darstellung der Verbreitungs geschichte der Säugetiere unter Berücksichtigung der in den letzten Jahren dank neuer Fossilfunde gewonnenen Erkenntnisse über die einstige Verbreitung sowie der Fortschritt unserer Kenntnis über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Säugetiere rechtfertigen einen derartigen Versuch. Damit ist zum Ausdruck gebracht, daß es sich nicht um eine Verbreitungsgeschichte der Säugetiere in historischer Zeit handelt, wie sie etwa durch Arealverschiebungen oder -einengungen — wie die Ausbreitung des Marderhundes in den letzten Jahren — besonders aktuell geworden ist, sondern um eine historische Tiergeographie. Auch Wanderungen der Säugetiere, also periodisch erfolgende Arealverschiebungen, wie sie von Karibus, Lemmingen, Saigaantilopen und anderen Steppensäugetieren (z. B. Elefanten und Antilopen des Serengeti-Nationalparks) bekannt sind, werden hier nicht berücksichtigt.

Wenn hier von einer Verbreitungs-Geschichte die Rede ist, so ist der Begriff Geschichte im Sinne von O. H. SCHINDEWOLF verstanden, der diesen Begriff auf alles einmalige und unwiderrufliche Geschehen in der Zeit ausgedehnt wissen will, wie es eben auch für die stammesgeschichtliche Entwicklung als einen nicht umkehrbaren und einmaligen Vorgang etwa im Gegensatz zum (meist zyklischen) Geschehen im Bereich des Anorganischen gilt.

Daß einer auf historischer Grundlage beruhenden Tiergeographie zwangsläufig ein gewisser hypothetischer Charakter anhaftet, ist durch die Grundlagen bedingt, die sich einerseits aus der Natur der Fossilfunde und ihrer Altersstellung, andererseits aus den nur als Deutungen zu wertenden Ansichten über die taxonomische Zugehörigkeit und über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge ergeben. Dazu kommt noch die mit der paläogeographischen Entwicklung der Kontinente verknüpfte Problematik, die nicht nur für die Verbreitungswege der mesozoischen Säugetiere von entscheidender Bedeutung ist.

Der hier behandelte Themenkreis bringt es mit sich, daß außer den chorologischen und (paläo-)faunistischen Grundlagen auch taxonomisch-phylogenetische und damit morphologisch-anatomische, serologische, karyologische und ethologische Fragen sowie paläogeographische und somit geophysikalische (einschließlich des Paläo-

magnetismus), ferner paläoklimatologische, d. h. paläökologische Probleme diskutiert werden mußten, soweit sie zum Verständnis notwendig erscheinen. Es ist selbstverständlich, daß — entsprechend unserer gegenwärtigen Kenntnis — verschiedene Probleme auch in diesem Rahmen nicht gelöst werden konnten.

Als Grundlage in taxonomischer Hinsicht sei auf G. G. SIMPSON „The principles of classification and a classification of mammals“, New York 1945, verwiesen, eine Zusammenstellung, die sämtliche rezenten und fossilen Gattungen enthält. Verschiedene Abweichungen gehen aus dem Text (Kap. I, B) und aus der im Anhang gebrachten, taxonomisch gereichten Liste der Säugetierfamilien hervor.

Angaben über die gegenwärtige Verbreitung der Säugetiere beruhen — abgesehen von zahllosen Einzelpublikationen — im wesentlichen auf folgenden Werken für Eurasien: G. M. ALLEN (1938, 1940), F. N. CHASEN (1940), J. R. ELLERMAN & T. C. S. MORRISON-SCOTT (1951), N. KURODA (1940), G. S. MILLER (1912) und S. I. OGNEV et al. (1962—1968); für Afrika: G. M. ALLEN (1939), J. R. ELLERMAN, T. C. S. MORRISON-SCOTT & R. W. HAYMANN (1953) und A. ROBERTS (1951); für Australien: T. IREDALE & E. L. G. BROUGHTON (1934) und E. M. O. LAURIE & J. E. HILL (1954); für Nordamerika: E. R. HALL & K. R. KELSON (1959); für Südamerika: A. CARRERA (1957, 1961), während die Daten für die Verbreitung der marinen Säugetiere hauptsächlich aus E. J. SLIJPER (1962) und V. B. SCHEFFER (1958) entnommen wurden, ohne daß jedoch deren taxonomische Ansichten kritiklos übernommen wurden. Gute Übersichtskarten mit der Verbreitung der rezenten Säugetier-Familien enthält S. ANDERSON & J. KNOX JONES (1967).

In diesem Buch ist der Versuch unternommen, auf gedrängtem Raum einen Überblick über den derzeitigen Stand unserer Kenntnis zu geben. Vor allem durch die Art und Zahl der Illustrationen ist diese Zusammenfassung nicht nur für den Fachkollegen, sondern auch für den fortgeschrittenen Studenten gedacht.

Um den Rahmen dieses Buches nicht zu sprengen, mußte von einer Aufzählung sämtlicher ausgewerteter Arbeiten abgesehen werden, doch findet der interessierte Leser weiterführende Literaturhinweise. Die hier nicht zitierten Spezialarbeiten sind im „Handbuch der stratigraphischen Geologie“ 3/2, Stuttgart 1959 (Wirbeltierfaunen) und im „Handbuch der Zoologie“ 8/2, Berlin 1969 (Stammesgeschichte der Säugetiere) und 8/11, Berlin 1962 (Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit) angeführt.

Wien, im Sommer 1970

ERICH THENIUS

# Inhalt

Vorwort zur 2. Auflage . . . . .	7
Aus dem Vorwort zur 1. Auflage . . . . .	9
<b>1. Allgemeiner Teil . . . . .</b>	<b>13</b>
1.1. Aufgaben, Grundlagen und Methoden der Tiergeographie . . . . .	13
1.2. Methoden und Ergebnisse der erdgeschichtlichen Datierung . . . . .	22
1.3. Zur biogeographischen Terminologie . . . . .	31
1.4. Faktoren der Verbreitung von Säugetieren . . . . .	36
1.5. Bemerkungen zur Abgrenzung und Taxonomie der Säugetiere . . . . .	42
1.6. Die Paläogeographie und ihre Bedeutung für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere . . . . .	49
1.6.1. Allgemeines . . . . .	49
1.6.2. Eiszeiten und Landbrücken . . . . .	50
1.6.3. Kontinentalverschiebung: „sea-floor spreading“- und „plate tectonics“-Konzept	56
1.6.4. Zur Geschichte der heutigen Ozeane und Kontinente . . . . .	62
<b>2. Spezieller Teil . . . . .</b>	<b>70</b>
<b>2.1. Übersicht über die gegenwärtigen tiergeographischen Regionen und ihre Säugetierfaunen . . . . .</b>	<b>70</b>
2.1.1. Einleitung . . . . .	70
2.1.2. Die australische Region (Notogaea) . . . . .	77
2.1.3. Die neotropische Region (Neotropis) . . . . .	83
2.1.4. Die Nearktis . . . . .	90
2.1.5. Die Paläarktis . . . . .	96
2.1.6. Die äthiopische Region (Äthiopis) . . . . .	101
2.1.7. Die orientalische Region (Orientalis) . . . . .	109
<b>2.2. Die vorzeitlichen Säugetierfaunen der einzelnen Kontinente . . . . .</b>	<b>113</b>
2.2.1. Australien, Tasmanien und Neuguinea . . . . .	113
2.2.1.1. Tertiäre Faunen . . . . .	117
2.2.1.2. Pleistozäne Faunen . . . . .	118
2.2.2. Südamerika . . . . .	121
2.2.2.1. Mesozoische Faunen . . . . .	121
2.2.2.2. Alttertiäre Faunen . . . . .	121
2.2.2.3. Jungtertiäre Faunen . . . . .	125
2.2.2.4. Pleistozäne Faunen . . . . .	130
2.2.3. Afrika und Madagaskar . . . . .	133
2.2.3.1. Mesozoische Säugetiere Afrikas . . . . .	133
2.2.3.2. Alttertiäre Faunen Afrikas . . . . .	134
2.2.3.3. Jungtertiäre Faunen Afrikas . . . . .	138
2.2.3.4. Pleistozäne Faunen Afrikas . . . . .	146
2.2.3.5. Die einstigen Säugetierfaunen von Madagaskar . . . . .	150

2.2.4.	Nordamerika . . . . .	153
2.2.4.1.	Mesozoische Faunen . . . . .	153
2.2.4.2.	Alttertiäre Faunen . . . . .	154
2.2.4.3.	Jungtertiäre Faunen . . . . .	163
2.2.4.4.	Pleistozäne Faunen . . . . .	168
2.2.5.	Eurasien . . . . .	172
2.2.5.1.	Mesozoische Faunen . . . . .	172
2.2.5.2.	Alttertiäre Faunen . . . . .	174
2.2.5.3.	Jungtertiäre Faunen . . . . .	182
2.2.5.4.	Pleistozäne Faunen . . . . .	189
<b>2.3.</b>	<b>Die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere . . . . .</b>	<b>194</b>
2.3.1.	Die Eierleger (Monotremata) . . . . .	195
2.3.2.	Die Beuteltiere (Marsupialia) . . . . .	196
2.3.3.	Die Insektenfresser (Insectivora) . . . . .	203
2.3.4.	Die Rüsselspringer (Macroscelidea) . . . . .	208
2.3.5.	Die Riesengleiter (Dermoptera) . . . . .	209
2.3.6.	Die Spitzhörnchen (Scandentia) . . . . .	209
2.3.7.	Die Herrentiere (Primates) . . . . .	210
2.3.8.	Die Fledertiere (Chiroptera) . . . . .	217
2.3.9.	Die Nagetiere (Rodentia) . . . . .	220
2.3.10.	Die „Zahnarmen“ (Xenarthra) . . . . .	235
2.3.11.	Die Schuppentiere (Pholidota) . . . . .	238
2.3.12.	Die Raubtiere (Carnivora) . . . . .	239
2.3.13.	Die Hasenartigen (Lagomorpha) . . . . .	258
2.3.14.	Die Paarhufer (Artiodactyla) . . . . .	261
2.3.15.	Die Wale (Cetacea) . . . . .	284
2.3.16.	Die Unpaarhufer (Perissodactyla) . . . . .	289
2.3.17.	Die Schliefer (Hyracoidea) . . . . .	301
2.3.18.	Die Rüsseltiere (Proboscidea) . . . . .	302
2.3.19.	Die Seekühe (Sirenia) . . . . .	308
2.3.20.	Die Röhrenzähner (Tubulidentata) . . . . .	311
<b>3.</b>	<b>Übersicht über das System der Säugetiere . . . . .</b>	<b>313</b>
<b>4.</b>	<b>Literaturhinweise . . . . .</b>	<b>321</b>
4.1.	Allgemeine Tiergeographie . . . . .	321
4.2.	Paläogeographie und Stratigraphie . . . . .	322
4.3.	Taxonomie und Phylogenie der Säugetiere . . . . .	327
4.4.	Die geographische Verbreitung der Säugetiere . . . . .	328
4.5.	Die Verbreitung der vorzeitlichen Säugetiere (Sammeldarstellungen) . . . . .	329
4.6.	Sonstige Literatur (Spezialarbeiten usw.) . . . . .	332
<b>5.</b>	<b>Nachträge . . . . .</b>	<b>348</b>
<b>6.</b>	<b>Register . . . . .</b>	<b>349</b>

# 1. Allgemeiner Teil

## 1.1. Aufgaben, Grundlagen und Methoden der Tiergeographie

Aufgaben und Ziele der Biogeographie liegen primär in der Erfassung der gegenwärtigen räumlichen Verbreitung der einzelnen Pflanzen und Tiere auf der Erde. Über diese rein deskriptive Biogeographie hinaus, die sich in der Erfassung und Beschreibung des oft recht differenzierten Verbreitungsbildes der einzelnen Tier- und Pflanzenarten erschöpft, versucht die kausale Biogeographie, die Ursachen der Verbreitung zu erforschen. Diese können sowohl ökologisch bedingt sein, indem die für das Vorkommen der einzelnen Arten notwendigen Lebensbedingungen nur in bestimmten Gebieten gegeben sind (z. B. Gorillas als Regenwaldformen, Gabelböcke als Präriebewohner, Moschusochsen als Tundrenformen), als auch auf historische Gegebenheiten zurückzuführen sein. In letzteren Fällen ist wohl der geeignete Lebensraum vorhanden, doch fehlen die ökologisch entsprechenden Arten, da das Areal durch sie nicht besiedelt werden konnte, sei es aus klimatischen, aus topographischen oder sonstigen Gründen. Jedem zoologisch etwas gebildeten Laien ist geläufig, daß Moschusochse und Eisbär Tiere der Arktis sind und in der Antarktis nicht vorkommen sowie daß Känguruhs und Beutelbären (Koalas) auf die australische Region beschränkt sind.

Das für viele Arten typische Verbreitungsgebiet wird somit nicht allein von ökologischen Faktoren bestimmt, sondern zugleich von der erdgeschichtlichen Entwicklung. Diesen Zusammenhängen nachzugehen und zugleich die Geschichte von Tier- und Pflanzengruppen in ihrer einstigen Verbreitung zu gewinnen ist die Aufgabe der historischen Biogeographie.

Die Grundlagen der rein beschreibenden Zoogeographie bilden die Chorologie (Arealkunde), die Faunistik und die Ökologie, in engster Verbindung mit der Taxonomie (Systematik), jene der historischen Zoogeographie die Paläozoologie, Biostratigraphie, Paläogeographie und Paläoklimatologie in Verbindung mit der Phylogenie und deren Methoden (Morphologie, Anatomie, Embryologie, Paläontologie, Serologie, Parasitologie, Ethologie und Cytogenetik). Erst eine Verquickung beider Themenkreise bildet die Grundlage einer Verbreitungsgeschichte. Damit sind zugleich die vielfältigen Beziehungen zu den erwähnten naturwissenschaftlichen Disziplinen aufgezeigt, welche den „Grenz“wissenschaftscharakter der historischen Biogeographie unterstreichen. Fehlen Hinweise durch eine entsprechende Fossildokumentation, so sind kaum gesicherte Aussagen möglich. Besonders die Geschichte der Säugetiere lehrt, daß konkrete Angaben über Entstehungs„zentren“ und über etwaige Ausbreitungswege an Hand der rezenten Formen allein nicht gemacht werden können, so wichtig die Kenntnis des heutigen Verbreitungsareals auch ist. Auch die Karyologie mit der Zahl und der Ausbildung der Chromosomen liefert bei den Säugetieren kaum konkrete Ergebnisse.

Es wäre völlig verkehrt, allein aus der gegenwärtigen Verbreitung der Kamele oder der Einhufer auf ihr einstiges Entstehungsgebiet schließen zu wollen. Das

heutige Verbreitungsareal entspricht wohl in zahlreichen Fällen dem Ursprungsgebiet (z. B. Elefanten in Afrika, Gabelböcke in Nordamerika, Ameisenfresser in Südamerika, Känguruhs in Australien), doch haben die Fossilfunde gezeigt, daß dies in vielen Fällen nicht zutrifft. Dies bedeutet — wie bereits oben angedeutet —, daß konkrete verbreitungsgeschichtliche Angaben nur in Verbindung mit der Fossildokumentation möglich sind. Diese Feststellung ist wichtig, da verschiedentlich aus der unterschiedlichen Evolutionshöhe der einzelnen Angehörigen einer bestimmten Gruppe auf Ursprungs- und Ausbreitungsareale geschlossen wurde.

Während die durch SCLATER und WALLACE begründete Chorologie eine möglichst genaue Beschreibung der Verbreitungsgebiete (Areale) einzelner oder zahlreicher Arten bzw. höherer taxonomischer Einheiten zum Ziel hat, ist es Aufgabe der Faunistik, den Artenbestand eines bestimmten Gebietes aufzunehmen. Ziel ist die vollständige Erfassung des Tierbestandes aller Kontinente und Ozeane. Kann diese Aufgabe für die rezenten Säugetiere in den Grundzügen als gelöst angesehen werden, so ist die Kenntnis der räumlichen Verbreitung der vorzeitlichen Säugetiere noch sehr lückenhaft. Der Zweig der Wissenschaft, der sich mit diesen Fragen befaßt, ist die Paläobiogeographie, die sich nach ihren Methoden stark von der Biogeographie unterscheidet. Ausgehend von der morphologischen Analyse, die primär eine taxonomische Beurteilung zum Ziel hat, sind es vor allem paläökologische Gesichtspunkte, die in Verbindung mit der Paläogeographie berücksichtigt werden müssen. Leider ist die Kenntnis der vorzeitlichen Säugetierfaunen noch sehr lückenhaft. Dies gilt nicht nur weltweit für das Mesozoikum, sondern auch für das Tertiär Australiens, Madagaskars, Afrikas und großer Gebiete Asiens und Südamerikas.

Abgesehen von derartigen Lücken, die sich in den nächsten Jahrzehnten wenigstens zum Teil schließen lassen dürfen, ergeben sich Schwierigkeiten grundsätzlicher Art. Diese beginnen mit dem Artbegriff. Läßt sich die Art (Species) als taxonomische Grundeinheit — genauer gesagt die Populationen der jeweiligen Unterarten (Subspecies) — als natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft (Biospecies) definieren, die von anderen durch Fortpflanzungsschranken getrennt ist, so ist diese Art der Definition für Fossilreste nicht anwendbar. Der Paläontologe charakterisiert — ähnlich wie der auf Museumsmaterial angewiesene Zoologe — zwangsläufig die Art nicht als Fortpflanzungsgemeinschaft, sondern rein morphologisch, indem sämtliche Angehörige von räumlich oder zeitlich aneinanderschließenden Populationen, die in ihren typischen Merkmalen übereinstimmen, als Art (Morphospecies) bezeichnet werden. Daraus ergibt sich, daß die Morphospecies nicht unbedingt der Biospecies entspricht. Da die fossilen Arten fast ausschließlich auf Hartteilen beruhen, erscheint es verständlich, daß die Identität rezenten und fossiler Arten nicht immer gesichert ist und auch die Artabgrenzung in der Zoologie von jener in der Paläozoologie abweicht. Immerhin ist bei Säugetieren, deren Artkriterien zumeist auf dem Schädel und Gebiß beruhen, die Identifizierung fossiler Arten und Gattungen mit rezenten meistens gewährleistet. Bei einzelnen fossilen Gruppen, wie etwa bei den Einhufern, stößt die exakte spezifische Trennung bzw. Zuordnung zu bestimmten Arten auf große Schwierigkeiten, weshalb bis heute noch keine Einhelligkeit darüber besteht, ob Wildesel bzw. Halbesel zur Eiszeit auch in Nordamerika heimisch waren oder nicht, ganz abgesehen davon, daß über den Rang bestimmter taxonomischer Kategorien (z. B. Gattung oder Untergattung) diskutiert wird.

Wie sehr die Taxonomie für die Beurteilung tiergeographischer Fragen entscheidend ist, mögen einige weitere Beispiele erläutern. Bilden die Zalambdodonta eine natürliche Einheit oder nicht? Ist das zalambdodonten Molarenmuster der Borstenigel, Goldmulle und Schlitzrüssler eine Spezialhomologie, oder ist es bei diesen Insektenfressern unabhängig voneinander entstanden? Betrachtet man die Zalambdodonten

als natürliche Einheit, dann sind sie gegenwärtig disjunkt (Afrika-Madagaskar und Westindien) verbreitet, andernfalls liegt keine disjunkte Verbreitung vor.

Ist die Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) von Madagaskar eine Schleichkatze (Fam. Viverridae), oder ist sie eine alttümliche echte Katze (Fam. Felidae)? Für den Tiergeographen ist es nicht unwesentlich, ob in Madagaskar neben Schleichkatzen auch echte Katzen vorkommen. Ähnliches gilt für den Stinkdachs (*Mydaus javanensis*) Indonesiens, der einerseits als Angehöriger der Dachse, andererseits der gegenwärtig nur neuweltlichen Stinktiere angesehen wird.

Der afrikanische Löffelhund (*Otocyon megalotis*) ist ein äußerlich fuchsähnlicher, kleiner Wildhund (Fam. Canidae). Er unterscheidet sich durch die hohe Zahl der Backenzähne von den übrigen Caniden und wird deshalb von einzelnen Taxonomen als Angehöriger der mit den Bären verwandten Amphicyoniden betrachtet. Auch hier erscheint es verständlich, daß es für den Tiergeographen nicht gleichgültig ist, ob *Otocyon* der letzte Angehörige der zur Tertiärzeit weit verbreiteten Amphicyoniden ist, oder ob es sich um einen aberranten Caniden handelt.

Als fossiles Gegenstück sei nur *Chasmaporthetes johnstoni* aus dem nordamerikanischen Blancan (Jüngst-Phiozän bzw. Ältest-Pleistozän) erwähnt. Handelt es sich um einen Angehörigen der Katzen oder der Hyänen? Dieser Art fehlt die für die echten Hyänen kennzeichnende Vergrößerung einzelner Backenzähne. Deswegen und mit dem Hinweis, Hyänen hätten niemals die Neue Welt erreicht, ist die Zugehörigkeit zu den Hyänen einst abgelehnt und *Chasmaporthetes* als Angehörige der Katzen gedeutet worden. Vollständigeres Fossilfunde aus gleichaltrigen Ablagerungen Europas, die längst als *Euryboa lunensis* beschrieben worden waren, zeigen jedoch, daß diese Formen tatsächlich zur Familie der Hyänen gehören und als Laufformen (Gepardhyänen) ausgebildet waren. Sie sind über die damalige Beringbrücke bis nach Nordamerika gelangt. Dies bedeutet, daß Hyänen einst auch in der Neuen Welt heimisch waren, eine angesichts deren heutiger Verbreitung überraschende Feststellung, die jedoch auch für andere Säugetiere (z. B. Katzenbären) gilt.

Mit diesen Beispielen ist neben der taxonomisch-phylogenetischen Bedeutung auch jene der Paläogeographie, wie etwa das Bestehen einstiger Landbrücken, für die Verbreitungsgeschichte aufgezeigt worden. Dazu kommt noch die Altersdatierung (z. B. Parallelisierung alt- und neuweltlicher Ablagerungen bei fossilen Formen) durch die Biostratigraphie mittels Leitfossilien bzw. durch die Geochronometrie an Hand „absoluter“ Alterswerte sowie die Paläökologie zur Beurteilung des einstigen Lebensraumes.

Ebenso wie die Faunistik nicht ohne Taxonomie betrieben werden kann, ist eine fossile Fauna ohne Kenntnis ihres erdgeschichtlichen Alters weitgehend wertlos. Abgesehen davon, daß erst der Nachweis der Gleichaltrigkeit (Gleichaltrigkeit im geologischen Sinne bedeutet allerdings nicht unbedingt Gleichzeitigkeit, da besonders in voreiszeitlichen Ablagerungen mit den derzeitigen Methoden Altersunterschiede von etlichen Jahrtausenden nicht erfassbar sind) zweier räumlich getrennter Fossilfaunen für tiergeographische Schlüssefolgerungen entscheidend ist, sind ohne Kenntnis des geologischen Alters auch keine fundierten Aussagen in stammesgeschichtlicher Hinsicht möglich. Für die Verbreitungsgeschichte als Teil der historischen Biogeographie bildet die Kenntnis der stammesgeschichtlichen Beziehungen die wichtigste Voraussetzung. Ohne Kenntnis der stammesgeschichtlichen Beziehungen sind exakte verbreitungsgeschichtliche Aussagen nicht möglich. Auch hier seien nur einige Beispiele herausgegriffen, welche die Verknüpfung zwischen Tiergeographie und Stammesgeschichte aufzeigen sollen.

Der Gabelbock (*Antilocapra americana*) Nordamerikas ist ein Paarhufer, der auf Grund seiner Sonderstellung als Angehöriger einer eigenen Familie (Antilocapridae)

klassifiziert wird. Die stammesgeschichtliche Herkunft dieser durch zahlreiche Fossilfunde (Merycodonten und anderer Antilocapriden) aus dem nordamerikanischen Jungtertiär dokumentierten Säugetiergruppe wird diskutiert. Während PILGRIM auf Grund vermeintlicher stammesgeschichtlicher Zusammenhänge mit Boviden des asiatischen Tertiärs eine Herkunft der Gabelböcke aus Asien annimmt, halten andere Autoren einen von den Boviden unabhängigen und damit einen bodenständigen, d. h. in Nordamerika selbst erfolgten Ursprung aus hirschähnlichen Formen für wahrscheinlich. Nach PILGRIM wären die Antilocapriden Nordamerikas als allochthone Elemente anzusehen, nach der anderen Meinung sind die Gabelböcke autochthone, endemische Formen.

Wie vorsichtig man bei der Beurteilung der Verbreitungsgeschichte sein muß, zeigen etwa auch die Moschusochsen (Gattung *Ovibos*). Noch in prähistorischer Zeit zirkumpolar auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet, kommen Moschusochsen (*Ovibos moschatus*) gegenwärtig als Wildformen nur mehr auf Grönland und in Kanada vor. Auf Grund des Vorkommens verschiedener ausgestorbener Moschusochsen („Gattungen“ *Bootherium*, *Symbos*) im älteren und mittleren Pleistozän Nordamerikas wird von FLEROV der nearktische Ursprung der Gattung *Ovibos* angenommen. Nun sind aus dem Jungtertiär Eurasiens eine Reihe oviboviner Paarhufer (z. B. *Criotherium*, *Urmiaatherium*, *Tsauidamotherium*, *Parurmiaatherium*) bekannt, die zeigen, daß diese tertiärzeitlichen Ovibovinen keine Tundren-, sondern Steppen- bzw. Savannenbewohner waren. Sie lassen zugleich vermuten, daß die Ovibovinen altweltlichen Ursprungs sind und daß die Vorläufer von *Ovibos* Savannenformen waren. Damit ist ein Beispiel erwähnt, das nicht nur die notwendige Unterscheidung zwischen dem primären Entstehungszentrum und etwaigen sekundären Radiationszentren aufzeigt, sondern auch die Beziehung zur Paläoökologie, d. h. zum einstigen Lebensraum. Dies bedeutet, daß sich im Laufe der Zeit sowohl die ökologischen Ansprüche der einzelnen Formen als auch der Lebensraum geändert haben können. Ein Biotopwechsel — der meist, aber nicht immer, mit entsprechenden morphologischen Veränderungen am Organismus verbunden ist — hat oft maßgeblich zur weiten Verbreitung einzelner Tiergruppen beigetragen. So ist der Übergang von der laubäsenden zur grasfressenden Ernährungsweise nicht nur bei den Pferden (Equidae), sondern auch bei den Rüsseltieren (Elephantidae) und den Wühlmäusen (Arvicoliden = „Microtinae“) mit einer raschen Ausbreitung verbunden gewesen, die durch die Erschließung neuer ökologischer Nischen über neue Nahrungsquellen erklärt werden kann. Andererseits ist es selbstverständlich, daß bei Landtieren eine interkontinentale Verbreitung nicht nur von der Vegetation und damit vom Klima, sondern auch von der jeweiligen paläogeographischen Situation abhängt (s. S. 49ff.). Weiters spielt auch das Vorkommen oder Fehlen von (Nahrungs-)Konkurrenten eine wesentliche Rolle.

Damit sind erst einige Aspekte aufgezeigt worden, die für die Beurteilung der Verbreitungsgeschichte von Lebewesen bedeutungsvoll sind. In diesem Zusammenhang erscheint ein Hinweis auf die einander entgegengesetzten Auffassungen von MATTHEW und DARLINGTON angebracht. Während sich nach dem Konzept von DARLINGTON die primitiven Arten im oder nächst dem Ursprungszentrum befinden und die evoluierten peripher auftreten, sind nach dem Konzept von MATTHEW die primitiveren Formen infolge der Verdrängung peripher anzutreffen. Die Geistsche „Dispersal-Theorie“ hingegen verbindet beide obgenannten Konzepte, indem das Matthewsche Konzept für die periglazialen, d. h. gemäßigten Klimagebiete, das Darlingtonsche Konzept hingegen für tropische Gebiete zutreffen soll.

Im nächsten Kapitel wird von der erdgeschichtlichen Altersdatierung von Fossilfunden bzw. der Gliederung und Abgrenzung vorzeitlicher Epochen die Rede sein.

Sie zählen gleichfalls zu wichtigen Grundlagen einer historischen Biogeographie. Vorerst aber noch einige Bemerkungen zu weiteren Voraussetzungen, die für eine Verbreitungsgeschichte wesentlich sind.

Wie bereits aus obigen Beispielen hervorgeht, bildet die Kenntnis der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge eine der wichtigsten Grundlagen einer historischen Biogeographie. Grundsätzlich ist dazu zu sagen, daß unser Wissen über diese phylogenetischen Beziehungen stets nur als Annahmen zu bewerten ist, da sie experimentell nicht überprüft werden können. Das Arbeitsgebiet der experimentellen Phylogenetik, wie sie etwa in der Haustierforschung betrieben wird, betrifft lediglich domestizierte Formen und kann nicht als Modell für die stammesgeschichtliche Entwicklung angesehen werden, auch schon deshalb nicht, weil die Domestikationsforschung bis heute keinen Hinweis auf eine transspezifische Evolution erbracht hat. Die von W. HENNIG entwickelte und vor allem von BRUNDIN zur Lösung tiergeographischer Fragen herangezogene Methode der sog. Schwesterngruppen bei rezenten Tieren liefert zweifellos wertvolle Hinweise, muß jedoch ohne entsprechende Fossildokumentation Stückwerk bleiben. Sie ist nur für gleichzeitig lebende Faunen anwendbar.

Mit den derzeitigen Forschungsmethoden lassen sich nur Aussagen über die jeweilige Merkmals-Evolution machen, die durchaus nicht immer dem tatsächlichen stammesgeschichtlichen Ablauf entspricht. Grundlage dazu bilden einerseits morphologisch-anatomische Befunde an den rezenten Formen, zu denen ontogenetische, serologische, karyologische (= cytogenetische) und auch ethologische Kriterien kommen, andererseits morphologische Befunde an Fossilfunden und deren altersmäßige Datierung. Je breiter die Grundlage, desto eher entsprechen die meist nur auf wenigen Merkmalskomplexen aufgebauten evolutiven Veränderungen der tatsächlichen Phylogene. Wichtig ist die Unterscheidung plesio- und apomorpher Merkmale i. S. von HENNIG, da nur an Hand letzterer — die übrigens infolge ihrer einmaligen Entstehung den Spezialhomologien i. S. von REMANE entsprechen — Aussagen über nähere verwandtschaftliche Beziehungen möglich sind.

Für die Karyologie, die sich mit den Chromosomen befaßt, ist nicht die Zahl und Form der Chromosomen für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen entscheidend, sondern der Genbestand. So kommt es zur Polymorphie bei genetisch isolierten Populationen, wie sie nicht nur bei Inselformen, sondern auch bei Urwaldformen (z. B. Muntjakirsche und Gibbons) und subterranean lebenden Arten (z. B. *Spalax*) bekannt ist. Andrerseits kann die genetische Übereinstimmung wesentlich größer sein als die morphologische, besonders wenn starke, adaptiv bedingte Unterschiede vorliegen (z. B. Pongiden: Hominiden).

Damit ist bereits angedeutet, daß der Grad der morphologischen Ähnlichkeit nicht unbedingt dem Grad der Blutsverwandtschaft entspricht. Konvergenz- und Parallelerscheinungen führen während der Evolution immer wieder zu Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen, die seinerzeit vielfach als Anzeichen nöherer verwandtschaftlicher Beziehungen gedeutet wurden. Es sei hier nur an verschiedene biologische Lebensformtypen erinnert, die innerhalb der Säugetiere mehrmals aufgetreten sind. So ist der Springmaustyp (Abb. 1) im Känozoikum unabhängig voneinander nicht nur mehrmals bei Nagetieren (z. B. *Dipus*, *Dipodomys*, *Gerbillus*), sondern auch bei Rüsselspringern (*Elephantulus*) und Beutlern (z. B. *Antechinomys*, *Argyrolagus*) aufgetreten. Auch das Vorkommen eines Nagegebisses mit echten, wurzellosen Nagezähnen ist innerhalb mehrerer Säugetierordnungen (z. B. Beuteltiere, Primaten, Nagetiere und Lagomorphen) erworben worden und hat zu oft erstaunlichen Konvergenzerscheinungen geführt (Abb. 2). So wurde das madagassische Fingertier (*Daubentonia madagascariensis*), ein Halbaffe, ursprünglich als Nagetier klassifiziert. Eine analoge Konvergenzerscheinung bildet der Säbelzahnkatzentyp, der von Beut-



Abb. 1. Springmaustyp unter den Säugetieren als Beispiel für Parallel- und „Konvergenz“erscheinungen. Mehrfach unabhängig voneinander innerhalb der Nagetiere (*Dipodomys* [Heteromyidae] in Nordamerika und *Dipus* [Dipodidae] in Asien), Beuteltiere (*Antechinomys* in Australien und *Argyrolagus* im Pliozän Südamerikas) und Rüsselspringer (*Elephantulus* in Afrika) entstanden.

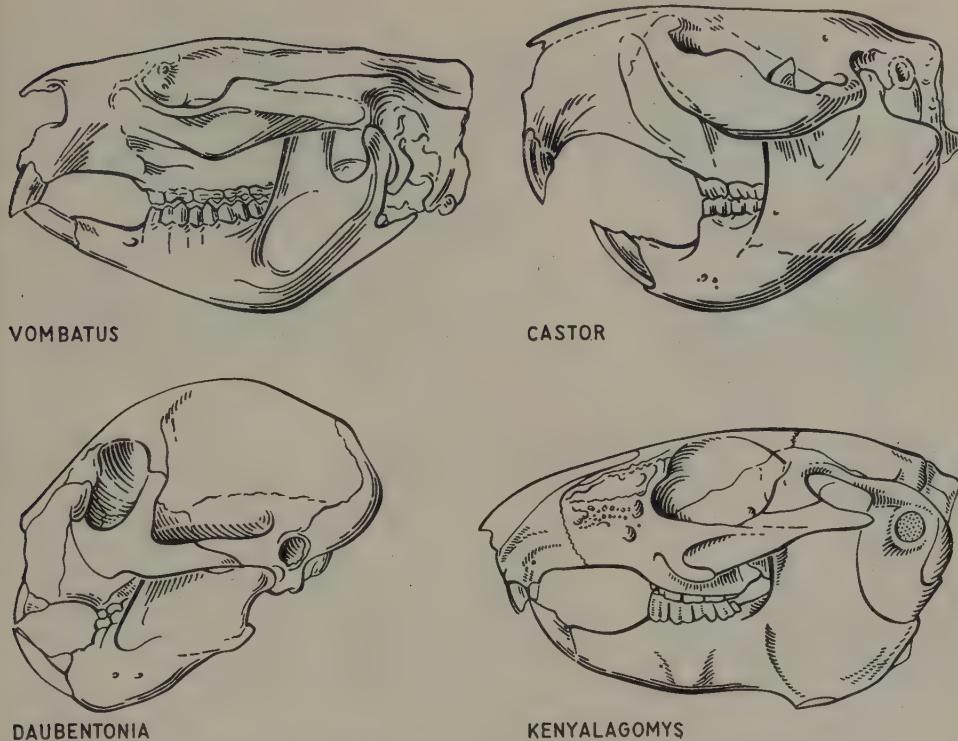


Abb. 2. Die Ausbildung eines Nagegebisses aus wurzellosen Schneidezähnen als „Konvergenz“-Erscheinung bei Säugetieren. *Vombatus* (Beuteltier), *Castor* (Nagetier), *Daubentonias* (Halbaffe) und *Kenyalagomys* (Hasenartige).



Abb. 3. Der Säbelzahnkatzentyp bei Beuteltieren (*Thylacosmilus*: Pliozän, Südamerika) und Raubtieren (*Smilodon*: Pleistozän, Amerika; *Hoplophoneus*: Oligozän, Nordamerika) als Beispiel gleichsinniger Veränderungen bei nicht direkt verwandten Säugetieren.

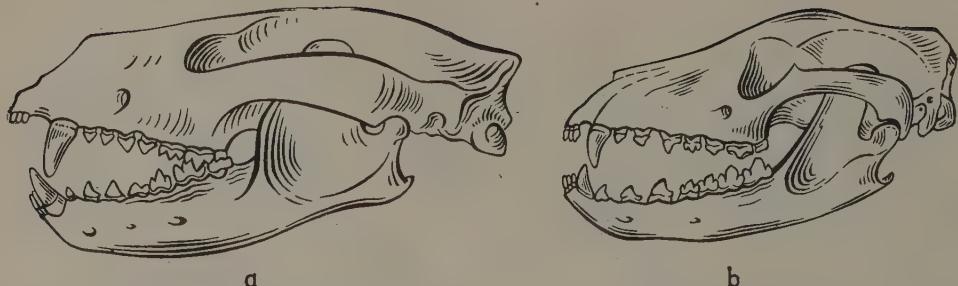


Abb. 4. Parallelerscheinung innerhalb der Beuteltiere. a) *Prothylacinus* (Borhyaenidae) aus dem Miozän Südamerikas, b) *Thylacinus* (Thylacinidae) aus dem Quartär Australiens.

lern (*Thylacosmilus*) und Raubtieren bekannt ist (Abb. 3). Innerhalb der katzenartigen Raubtiere ist er mehrmals unabhängig voneinander aufgetreten (z. B. *Eusmilus*, *Hoplophoneus*, *Machairodus* und *Smilodon*; vgl. Abb. 82, S. 249).

Sind Konvergenzerscheinungen, wie sie etwa bei Beutel- und Raubtieren nachgewiesen sind, noch leicht als solche zu erkennen, so ist es mit der Unterscheidung von Parallelentwicklungen meist viel schwieriger. Hier sind noch manche Probleme für den Systematiker und Phylogenetiker zu lösen. Erst subtile Untersuchungen haben gezeigt, daß nicht nur Säbelzahnkatzen innerhalb der Feliden mehrmals unabhängig voneinander entstanden sind, sondern daß die Ähnlichkeiten zwischen den tertiärzeitlichen Raubbeutlern Südamerikas (Borhyaenidae) und den rezenten australischen Beutelmardern (Dasyuridae) (Abb. 4) nicht auf direkte verwandtschaftliche Beziehungen zurückzuführen sind. Sie sind nach SIMPSON das Ergebnis von Parallelentwicklungen, die von gemeinsamen neuweltlichen beutelrattenähnlichen Stammformen ihren Ausgang genommen haben.

Schwieriger ist die Situation bei den stachelschweinartigen Nagetieren und den Alt- und Neuweltaffen zu beurteilen. Hier handelt es sich um Parallelentwicklungen im obigen Sinn, und daher lautet die Frage: Existierte eine gemeinsame Wurzelgruppe unmittelbar vor der vermutlichen Trennung, oder erfolgte die jeweilige Trennung auf einem wesentlich früheren Evolutionsniveau, und liegt eine völlig unabhängige (Parallel-)Entwicklung vor? Es sind dies Fragen, die zwar grundsätzlich über die Phylogenie, jedoch nur in Zusammenhang mit der paläogeographischen Situation zu lösen sind.

Stachelschweinartige Nagetiere (Abb. 5) sind gegenwärtig in der Alten und Neuen Welt verbreitet, wobei der Verbreitungsschwerpunkt der neuweltlichen Formen in Südamerika liegt. Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen zwischen alt- und neuweltlichen Angehörigen dieser Nagetiere waren Anlaß, sie als Hystricomorpha zusammenzufassen und auch verschiedene neuweltliche Formen altweltlichen Familien zuzuordnen. Auf Grund der räumlichen Trennung wurde jedoch immer wieder ein getrennter Ursprung angenommen und die neuweltlichen hystricomorphen Nager als Caviomorpha von den altweltlichen abgetrennt. Nach PATTERSON & WOOD haben sich die Caviomorphen völlig unabhängig von altweltlichen Hystricomorphen aus eozänen nordamerikanischen Paramyiden entwickelt — eine Auffassung, die durch die Gebißmorphologie gestützt schien und auf der angenommenen Homologisierung der Backenzahnleisten beruhte. Neue Fossilfunde aus dem Tertiär Südamerikas und Untersuchungen in jüngster Zeit an alttertiären afrikanischen Hystricomorphen (Phiomorpha) durch LAVOCAT sprechen jedoch für eine gemeinsame alt-

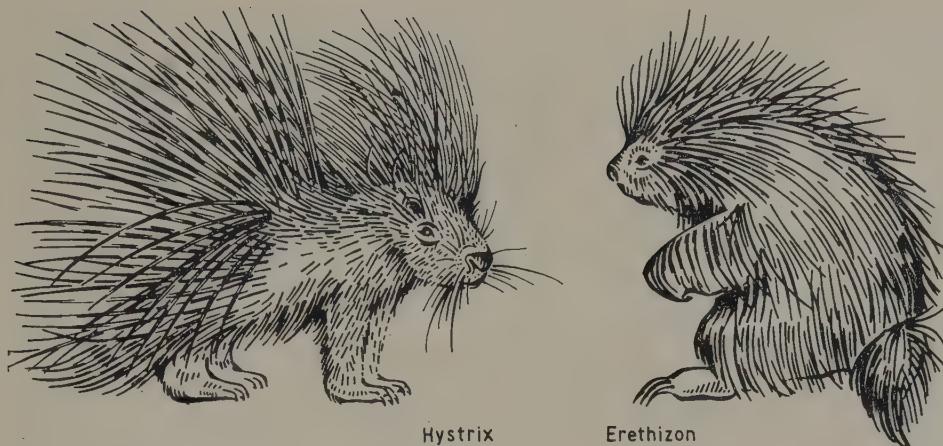


Abb. 5. Stachelschwein (*Hystrix*) und Baumstachler (*Erethizon*) als Beispiel für eine Parallelentwicklung innerhalb der Nagetiere. *Hystrix* altweltlicher, *Erethizon* neuweltlicher Verbreitung.

weltliche Wurzelgruppe und damit auch für die stammesgeschichtliche Einheit der alt- und neuweltlichen Stachelschweinartigen. Diese Auffassung wird durch Gemeinsamkeiten im anatomischen Bau (z. B. Colonrelief und Blinndarm mit Lateraltaenien, Sacculus urethralis des Penis, Arterienverlauf im Schädel) bestätigt, für die eine Parallelentwicklung nicht angenommen werden kann und die als synapomorphe Merkmale oder Spezialhomologien zu bewerten sind. Sie beweisen eine gemeinsame Wurzelgruppe der Cavio- und Hystricomorphen, die LAVOCAT als Hystricognatha im Sinne von TULLBERG zusammenfaßt. Unter diesen unterscheidet LAVOCAT die Caviomorpha und Phiomorpha. Auf die paläogeographische Problematik sei noch zurückgekommen.

Ähnlich ist die Situation bei den Affen (Simiae), die durch die Altwelt-(Catarrhini) und die Neuweltaffen (Platyrrhini) vertreten werden. Auch hier liegt auf Grund neuer Fossilfunde die Annahme einer gemeinsamen afrikanischen Wurzelgruppe für die alt- und neuweltlichen Affen nahe. Demnach erfolgte die Trennung beider Gruppen nicht auf einem frühen Halbaffeniveau, sondern auf einem proto-catarrhinen Stadium; d. h., die Affen bilden somit tatsächlich eine stammesgeschichtliche Einheit. Lediglich ihre posteozeane Evolution wäre demnach getrennt verlaufen. Auch damit ist ein paläogeographisches Problem verbunden.

Demgegenüber bilden die bis in jüngste Zeit wegen einer gleichsinnigen Gebißreduktion als Cuoninae oder „Simocyoninae“ zusammengefaßten asiatischen Rotwölfe (*Cuon*), der afrikanische „Hyänen“hund (*Lyacon pictus*) und der südamerikanische Waldhund (*Speothos venaticus*) keine natürliche Einheit. Sie haben ihr Backenbeiß unabhängig voneinander in gleicher Weise rückgebildet.

Andrerseits beruhen die Übereinstimmungen zwischen dem westafrikanischen Wassermoschustier (*Hyemoschus aquaticus*) und den südasiatischen Kantschils (*Tragulus*) auf direkten verwandtschaftlichen Beziehungen, die durch das einst auch ganz Eurasien umfassende Verbreitungsgebiet bestätigt werden. Auch die disjunkt verbreiteten Mönchsrobben des Mittelmeeres (*Monachus monachus*), der Karibischen See (*M. tropicalis*) und der Hawaii-Inseln (*M. schauinslandi*) sind als Angehörige einer Gattung als untereinander nahe verwandt anzusehen.

Es ist selbstverständlich, daß die richtige Beurteilung in systematischer Hinsicht für die Tiergeographie und damit auch für die Verbreitungsgeschichte von besonderer Tragweite ist. Es sei nur daran erinnert, welche Schlußfolgerungen seinerzeit allein aus der gegenwärtigen disjunkten Verbreitung vermeintlich nahe verwandter Formen in paläogeographischer Hinsicht gezogen wurden. Die Annahme eines einstigen Großkontinentes Lemuria, der Indien mit Madagaskar verbunden haben soll, ist ebensowenig erforderlich wie etwa, daß Südostasien und das tropische Mittel- und Südamerika zur Tertiärzeit eine landfeste Einheit bildeten.

Die paläogeographische Entwicklung der Ozeane und Kontinente wird in einem eigenen Kapitel dargestellt. Heute sind dank zahlreicher Befunde aus allen Bereichen der Erdwissenschaften wesentlich präzisere Angaben darüber möglich, als dies noch vor etwa zwei Jahrzehnten der Fall war.

Sind damit die Grundlagen und auch die Methoden der für die Tiergeographie notwendigen Basiswissenschaften aufgezeigt, so erscheinen noch einige Bemerkungen zur tiergeographischen Gliederung selbst notwendig. Wie noch im speziellen Teil ausgeführt, lassen sich nicht nur faunistische Regionen, sondern auch Subregionen, Provinzen und Subprovinzen unterscheiden, deren Grenzziehung allerdings keineswegs einheitlich erfolgt. Schon daraus geht hervor, daß derartige Grenzen meist etwas Künstliches sind, die sich überdies im Laufe der Zeit verschieben, wie Fossilfunde erkennen lassen.

Wurden ursprünglich bestimmte Leitformen zur Kennzeichnung der einzelnen tiergeographischen Einheiten herangezogen, wird gegenwärtig mehr der statistisch erfaßbare Grad der Übereinstimmung bzw. der Grad der Differenz der einzelnen taxonomischen Einheiten als Grundlage verwendet. Dies gilt nicht nur für die heutigen, sondern auch für die vorzeitlichen tiergeographischen Kategorien.

Wichtig für die biogeographische Auswertung sind die Verbreitungsmöglichkeiten, die bei den einzelnen Organismengruppen sehr verschieden sind und auf die für die Säugetiere noch in einem eigenen Kapitel zurückgekommen wird. Wie sehr die unterschiedlichen Verbreitungsmöglichkeiten etwa zwischen Landpflanzen und Landsäugetieren zu abweichenden Grenzziehungen führen, zeigt die Paläotropis. Während Neuguinea, die Salomonen und Neukaledonien nach den Wirbeltieren zur australischen Region zu zählen sind, bilden sie nach den Landpflanzen einen Teil der Paläotropis.

## 1.2. Methoden und Ergebnisse der erdgeschichtlichen Datierung

Grundsätzlich lassen sich zwei Möglichkeiten der erdgeschichtlichen Altersdatierung oder Geochronologie unterscheiden. Die **relative Datierung** durch die Biostratigraphie mit Hilfe von Leitfossilien bzw. durch die Magnetostratigraphie auf Grund wiederholter Umpolungen des geomagnetischen Feldes und die **radiometrische Datierung** mit Hilfe physikalischer Methoden auf Grund des Zerfalles radioaktiver Elemente (= „absolute“ Chronologie).

Die relative Datierung der Biostratigraphie geht vom Leitfossilprinzip aus. Sie ist eine stratigraphische Methode und beruht auf dem Lagerungsgesetz, das besagt, daß bei tektonisch ungestörten Ablagerungen die ältesten Sedimente an der Basis liegen und die jüngeren im Hangenden folgen. Die Biostratigraphie stützt sich auf Leitfossilien, also für die (Bio-)Zone kennzeichnende Fossilien. Leitfossilien sollen folgende Voraussetzungen erfüllen: Kurze Lebensdauer als Art, weite Verbreitung (möglichst weltweit) und möglichst große Fazies-Unabhängigkeit. Derartige Voraussetzungen bringen meist nur marine, und zwar vor allem planktonische und nekto-

nische Organismen mit. Diese sind — zumindest innerhalb bestimmter Klimazonen — meist weltweit verbreitet und eignen sich dadurch auch für eine interkontinentale Korrelation, also Parallelisierung gleichaltriger Meeresablagerungen auf verschiedenen Kontinenten. Eine solche interkontinentale Korrelation bildet die Voraussetzung zur altersmäßigen Einstufung von Fossilvorkommen auf den einzelnen Kontinenten, sofern die Fossilreste in den marinen Ablagerungen selbst oder die Fundschichten zumindest mit diesen verzahnt vorkommen. Erst dadurch sind exakte Aussagen über den Zeitpunkt von Migrationen möglich, ganz abgesehen davon, daß dadurch überhaupt erst die Möglichkeit besteht, die in Europa erarbeitete, klassische stratigraphisch-chronologische Gliederung auf andere Kontinente zu übertragen. Ein Beispiel mag dies erläutern. Sind die Seehunde (Phocidae) im europäischen oder im nordamerikanischen Küstenbereich des Nordatlantik entstanden oder etwa in der Paratethys? Die Beantwortung dieser Frage erfolgt verschieden und wird meist mit dem jeweils als ältest angesehenen Vorkommen begründet.

Da eine derartige interkontinentale Korrelation anfänglich überhaupt nicht bzw. erst nach eingehenden Untersuchungen möglich wurde, mußten für die außer-europäischen Kontinente zahlreiche, meist nur begrenzt gültige, lokale chronologische Gliederungen erstellt werden. Dies macht nicht nur die stammesgeschichtliche, sondern auch die biogeographische Auswertung von Lokalfaunen sehr schwierig. Dazu kommen noch weitere Probleme, die vor allem durch die fazielle Vielfalt der Sedimente bedingt sind. Sie erschweren oft schon auf engem Raum eine altersmäßige Parallelisierung oder machen diese überhaupt unmöglich. Es seien hier nur marine Ablagerungen mit einer Differenzierung in eine Rand- und Beckenfazies sowie limnische und terrestrische Bildungen als faziell verschiedenartige Vorkommen genannt. Außerdem ist noch zu berücksichtigen, daß die stratigraphische Gliederung unabhängig voneinander mit Hilfe verschiedener Fossilgruppen durchgeführt wird (z. B. in Bohrungen nur Mikrofossilien verwendbar). Derartige Ursachen haben dazu geführt, daß nicht nur in den Weltmeeren die Meeresbodensedimente unabhängig voneinander nach Plankton-Foraminiferen, Radiolarien und Nannoplankton (z. B. Coccolithophoriden, Silicoflagellaten) eingestuft werden, sondern auch in den USA und in Europa getrennte chronologische Gliederungen für das Känozoikum erstellt wurden, indem marine Ablagerungen nach Großfossilien unter den Wirbellosen und nach Mikrofossilien, nichtmarine Vorkommen jedoch nach Landsäugetieren gegliedert wurden. Als Ergebnis werden jeweils eigene Zeiteinheiten als „megafossil“, als „microfossil-stages“ bzw. „planktonic-foraminifers-stages“ und als „land mammal-ages“ unterschieden. Da fossile Reste von Landsäugetieren vorwiegend in nicht-marinen Ablagerungen (fluviale Sande und Schotter, limnische Sedimente, Karstspaltenfüllungen, Höhlenablagerungen, Löß) vorkommen und nur gelegentlich in marinen, stößt eine Parallelisierung der Säugetier-„Stufen“ mit jenen der marinen Geochronologie auf große Schwierigkeiten, abgesehen davon, daß auch die altersmäßige Abgleichung der nach Meeresorganismen erstellten Zeitskalen Probleme bereitet. So läßt sich eine direkte Parallelisierung der Flachmeerablagerungen der Pazifik- und Atlantikküste Nordamerikas ebensowenig durchführen wie eine solche zwischen der mediterranen Tethys und der Paratethys in Europa. Das Ergebnis der durch radiometrische Daten gestützten Parallelisierung zeigt die Tabelle 1.

Außerdem wurde in den letzten Jahren zusätzlich zu der nach Großsäugetieren erstellten klassischen Gliederung eine solche nach Kleinsäugern (Mikro-Mammalia) erarbeitet, die jedoch noch nicht als endgültig zu betrachten ist. Ihre Parallelisierung verursacht gleichfalls Schwierigkeiten, da nur von wenigen Fundstellen Groß- und Kleinsäugetierreste bekannt sind. Kleinsäugetiere sind — wie sich zeigt — für eine Feinstratigraphie viel besser geeignet als Großsäugetiere. Eine erste „Zonen“-

Tabelle 1. Die Standardgliederung des Känozoikums in Perioden, Epochen und Stufen in Europa und ihre Parallelisierung mit Säugetier-, „Stufen“ in Asien, Nord- und Südamerika unter Berücksichtigung radiometrischer Daten

<i>Radiometrische Daten in Jahrhunderten</i>	<i>Perioden</i>	<i>Epochen<sup>1)</sup></i>	<i>Stufengliederung in Europa<sup>1)</sup></i>	<i>Mammal-ages in den USA<sup>1,2)</sup></i>	<i>Mammal-ages in Südamerika<sup>3)</sup></i>	<i>Säugetier-einheiten in Asien<sup>4)</sup></i>
0		Holozän		Rancho La Breaen	Lujanense	
	Quartär	Pleistozän	Calabrium	Irvingtonian	Ensenadense	Pinjor
					Uquiense	Tatrot
		Pliozän	Piacenzium	Blancan	Chapadmalalense	Dhok Pathan
			Zancium / Tabionium			
5			Messinium		Huayqueriene	Nagri
			Tortonium		Chasicoense	Chinji
10		Miozän	Serravallium			Kamliel
			Langhium			Bughi
15			Burdigalium		Sanlacrucense	Askanaz-Sor
			Aquitanium		"Patagonense" (madrini)	
20					Colhuehuapiense	
						Hsanda Gol
25		Oligozän	Chattium	Whitneyan		
	Tertiär			Orellan		
30			Rupelium			Ulan Gochu (=Ardyn Obo)
			Latdorfium	Chadronian	Deseadense	
35						
40		Eozän	Priabonium/Bartonium	(Duchesnean)	Divisaderense	Shara Murun
				Uintan		Irdin Manha
45			Lutefium			Arshanta
				Bridgerian	Muslersense	Kirther - F.
50			Ypresium	Wasatchian (Clarkforkian)	Casamayorense	Ulan-Bulak
				Tiffanian	Riochiquense	Gashata - F. Xingjiang - F.
55		Paleozän	Thanetium			
				Torrejonian		Shanghu - F. (=Lafachai - F.)
60			Montium (Danium)	Puercan		
65						

<sup>1)</sup> Parallelisierung nach BERGGREN & VAN COUVERING 1974.

<sup>2)</sup> Parallelisierung nach D. E. SAVAGE 1975.

<sup>2)</sup> Nach MARSHALL, PASCUAL, CURTIS & DRAKE 1977, verändert.

<sup>4)</sup> Nach THENIUS 1959, ergänzt.

Gliederung des Tertiär Europas nach Kleinsäugern wurde unter Berücksichtigung zahlreicher Vorarbeiten anderer Autoren durch THALER versucht. THALER unterscheidet insgesamt 23 „Zonen“ und geht dabei von jeweils typischen Faunen aus. Diese Gliederung wurde seither verbessert und verfeinert, indem etwa allein für das Jung-Tertiär durch MEIN 17 Einheiten an Stelle von acht unterschieden werden. In jüngster Zeit wurden für das europäische Tertiär (Eozän — Pliozän) insgesamt zwölf „mammal-ages“ vorgeschlagen (FAHLBUSCH), ähnlich den „mammal-ages“ der USA, und die weitere Untergliederung nur durch gut bekannte Faunen vorgenommen. Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die verschiedenen Säugetier-„Zonen“ und -„Stufen“ des europäischen Tertiärs. Die altersmäßige Abgleichung

Tabelle 2. Korrelation der „mammal ages“ bzw. Kleinsäuger-Einheiten des Tertiärs mit der marinen Chronologie in Europa

Standardgliederung in Europa		Landsäugetier-Stufen in Europa (n.FAHLBUSCH 1976)	Kleinsäugetier- Einheiten (n.MEIN 1975)	Kleinsäugetier- „Zonen“ (n.THALER 1965)
Epochen	Stufen			
PLIOZÄN	Piacenzium	Villanyium	NM 17 NM 16	
	Zancium / Tabanium	Ruscinium	NM 15 NM 14	Perpignan
	Messinium	Turolium	NM 13	
	Tortonium		NM 12 NM 11	Teruel
	Serravallium	Vallesium	NM 10 NM 9	Sabadell
	Langhium	Astaracium	NM 8	La Grive
	Burdigalium		NM 7 NM 6	Sansan
MIOZÄN	Aquitanium	Orleanium	NM 5 NM 4 NM 3	La Romieu
	Chattium	Arvernium		Coderet Cournon Antoingt La Sauvetat Ranzon
	Rüpelium	Suevium		
	Laßdorium	Headonium		Montmartre Euzet
	Priabonium / Bartonium	Rhenanium		Robiac Castres
EOZÄN	Lutelium			Issel Argenton Cuis
	Ypresium	Neustrium		Mutigny Meudon
	Thanetium Danium			Cernay

mit der marinen Stratigraphie in Europa stößt ebenso auf Schwierigkeiten wie die Parallelisierung mit anderen Kontinenten.

Hier hat die Geochronometrie in den letzten Jahren durch die radiometrische Datierung zahlreicher fossiler Wirbeltierfundstellen zu einer wesentlich exakteren Parallelisierung und zu einer verbesserten interkontinentalen Korrelation beigetragen. Solche exakte Daten sind für die Ausbreitungsgeschichte von entscheidender Bedeutung; sind doch erst dadurch konkrete Angaben über Entstehungs- und Ausbreitungsgebiete möglich, wie es etwa die Rüsseltiere zeigen. In Afrika entstanden, breiteten sich die Mastodonten im älteren Miozän nach Eurasien aus, erreichten den nordamerikanischen Kontinent über die Beringbrücke jedoch erst im mittleren Miozän, also etliche Millionen Jahre später.

Bevor man mit Hilfe der radiometrischen Datierung eine interkontinentale Parallelisierung durchführen konnte, war man bei der Abgleichung nichtmariner Vorkommen fast ausschließlich auf Landsäugetiere angewiesen, die über bestehende Landbrücken (z. B. Beringbrücke, Panama-Isthmus) über zwei oder mehrere Kontinente verbreitet waren und deren Ursprungsgebiet als bekannt vorausgesetzt werden konnte. So haben etwa die Equiden als ursprünglich in Nordamerika beheimatete Huftiere besonders wertvolle Leitformen für die interkontinentale Korrelation von Nordamerika mit Eurasien geliefert, indem jeweils das erste, also älteste Auftreten außerhalb Nordamerikas als stratigraphischer Leithorizont gewertet wurde. So wurde seinerzeit jeweils der Beginn des Miozäns, Pliozäns und Pleistozäns mit dem 1. Auftreten bestimmter Equidengattungen, nämlich *Anchitherium*, *Hippotherium* und *Equus*, gleichgesetzt. Seitherige Änderungen in der Grenzziehung sowie die genauere Datierung des jeweiligen 1. Auftretens und dessen Parallelisierung mit marinen Ablagerungen zeigen, daß derartige Verknüpfungen nicht gegeben sind.

Die Erkenntnis, daß die stratigraphische Gliederung nach Landsäugetieren im Känozoikum nicht oder kaum auf marine Ablagerungen übertragbar ist und letzteren wegen der weltweiten Parallelisierungsmöglichkeit der Vorrang zukommt, hat zu einer Abkehr von der nichtmarinen Biostratigraphie geführt. Beschleunigt wurde dieser Prozeß durch die seit 1968 in sämtlichen Weltmeeren durchgeführten Tiefseebohrungen durch das US-Forschungsschiff „Glomar Challenger“. Diese Untersuchungen haben endgültig gezeigt, daß eine **weltweit gültige Biostratigraphie nur im marinen Bereich** möglich ist, ganz abgesehen davon, daß in den Ozeanen viel eher eine kontinuierliche Schichtfolge zu erwarten ist als auf den Kontinenten. Eine auch für die Gliederung des Quartärs sehr unerfreuliche Feststellung.

In den letzten Jahren wurden für das Paläogen (Alttertiär) und für das Neogen (Jungtertiär; hier samt Quartär) eigene Gliederungen nach Plankton-Foraminiferen (P 1—P 22 für das Paläogen, N 1—N 23 für das Neogen) und nach dem Nannoplankton (NP 1—NP 25 und NN 1—NN 21) entwickelt. Sie besitzen weltweite Gültigkeit und unterstreichen auch mit ihrer lückenlosen Erfassung der Zeit die Bedeutung gegenüber der nichtmarinen Biostratigraphie, die sich zwangsläufig auf die sehr lückenhafte kontinentale Ablagerungen stützt. Die praktische Anwendung der marinen Biostratigraphie stößt jedoch für den Wirbeltierpaläontologen aus obgenannten Gründen auf große Probleme. Abgesehen von der Schwierigkeit, nichtmarine Ablagerungen mit marinen zu parallelisieren, erfolgt die Grenzziehung der einzelnen Epochen keineswegs einheitlich. Dies gilt für die Mio-Pliozän- und Plio-Pleistozängrenze ebenso wie für Eo-Oligozän- und Oligo-Miozängrenze. Zuerst zur Eo-Oligozängrenze.

Die Eo-Oligozängrenze wurde nach der nichtmarinen Biostratigraphie über den Gipsen vom Montmartre im Pariser Becken gezogen, die noch eine eozäne Fauna enthalten, während mit dem Rupel die „modernen“ Faunen erscheinen. Die Faunen

vom Montmartre und Frohnstetten sind jedoch Äquivalente des älteren Oligozän (Lattorf) der Marin-Biostratigraphie, so daß die Montmartrefauna als altoligozän und die Eo-Oligozängrenze zwischen Wemmel bzw. Barton und Lattorf zu ziehen ist.

Für die Oligo-Miozängrenze gilt ähnliches, indem sie nach der Marin-Stratigraphie vor dem Aquitanium, nach Wirbeltieren nach dem Aquitanium zu ziehen ist, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß die Definition und damit die Abgrenzung des Aquitanium auf Schwierigkeiten stößt. Dies bedeutet, daß das ältere Miozän nicht nur das Burdigal, sondern auch das Aquitan umfaßt. Und nun zur Mio-Pliozängrenze.

Nach der im deutschsprachigen Schrifttum auch heute noch fast ausschließlich gebräuchlichen Terminologie wird die Mio-Pliozängrenze zwischen dem Sarmat (im Sinne von E. SUÈSS und nicht im Sinne von BARBOT DE MARNY sowie KOLESNIKOV und anderer sowjetischer Autoren) und dem Pannon gezogen. Meist wird diese Grenze in Europa mit dem 1. Auftreten von *Hippurion* definiert (s. o.). Das Pannon wird dementsprechend auch als Unter- oder Alt-Pliozän bezeichnet. Neuere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß *Hippurion* im Mittelmeergebiet erstmals bereits in marinen Ablagerungen des Torton vorkommt und damit bestätigt, daß das Tortoniano im Mittelmeergebiet das zeitliche Äquivalent des Pannon in der Paratethys bildet. Die Paratethys erstreckte sich damals als Nebenmeer der Tethys vom Wiener Becken im Westen über das pannonicische und dazische Becken bis in das Schwarzmeeergebiet und den aralo-kaspischen Raum. Die Verbindung mit der Tethys wurde jedoch bereits in präpannonischer Zeit unterbrochen, so daß die Paratethys fast ausschließlich durch nichtmarine, brackische oder brachyhaline bzw. limnische Faunen charakterisiert ist, die eine direkte Parallelisierung mit den marinen Faunen des Mittelmeerraumes unmöglich machen. Marine Ingressionen aus dem Tethysbereich fanden später nur im Gebiet der östlichen Paratethys (z. B. Schwarzmeeergebiet) statt.

Da nach der marinen Biostratigraphie — gemäß der anderen Grenzziehung — das Tortoniano dem Jung-Miozän (Late Miocene) entspricht, muß nunmehr auch das Pannon als Jung-Miozän und nicht als Alt-Pliozän bezeichnet werden. Das Alt-Pliozän (Pannon und Pont) der älteren Literatur und damit auch jenes der 1. Auflage der „Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere“ wird daher in den folgenden Kapiteln als Jung-Miozän bezeichnet. Damit ist die Angleichung an die bereits früher im französischen Schrifttum übliche Grenzziehung zwischen Miozän und Pliozän vorgenommen. Durch diese neue Mio-Pliozängrenze ist das Pliozän auf das einstige Jung-Pliozän „geschrumpft“. Nach radiometrischen Daten ist die Untergrenze des Pliozäns vor etwa 5 Millionen Jahren, die Obergrenze vor 1,8 Millionen Jahren zu ziehen.

Um jedoch Mißverständnisse zu vermeiden, sollte jeweils die Grenzziehung zwischen den einzelnen Epochen präzisiert oder es sollten die jeweiligen Stufen (z. B. Pannon, Torton) genannt werden (vgl. Tabelle 1).

Auch die Plio-Pleistozän- oder Tertiär-Quartärgrenze hat durch die jüngsten ozeanographischen Untersuchungen eine neue Definition erfahren. Da auch hier Probleme der Parallelisierung nichtmariner und mariner Ablagerungen vorhanden sind, erscheinen einige Bemerkungen zum Verständnis notwendig. Ursprünglich durch das erste Auftreten „nordischer“ Gäste (z. B. „*Cyprina*“ [= *Arctica islandica*, *Buccinum undatum*, *Hyalinea baltica*]) in marinen Ablagerungen des Mittelmeergebietes (Calabriano) definiert und damit klimatisch bedingt, wird nach der marinen Biostratigraphie die Plio-Pleistozängrenze mit dem ersten Auftreten der Plankton-Foraminifere *Globorotalia truncatulinoides* im tropisch-subtropischen Klimabereich gezogen. Diese Grenze entspricht der Basis des Calabriano im Mittelmeer und kann zugleich mit der Magnetostratigraphie in Beziehung gesetzt werden. Sie entspricht

dem Olduvai- bzw. Gilsa-Event in der reversen Matuyama-Epoche, das nach radiometrischen Messungen mit 1,6 bis 1,8 Millionen Jahren zu datieren ist. Dadurch ist eine Parallelisierung auch mit nichtmarinen Ablagerungen möglich, sofern paläomagnetisch auswertbare Gesteine (z. B. vulkanische Ergußgesteine) vorliegen. Diese nichtmarinen Ablagerungen werden nach der klassischen Lokalität Villafranca d'Asti in Oberitalien als Villafranchium bezeichnet.

Die Parallelisierung des marinen Calabriano mit dem nichtmarinen Villafranchium mit seinen Säugetierfaunen bereitet dennoch Schwierigkeiten und hat zu verschiedenen Interpretationen geführt. So wurde ursprünglich das erste Auftreten von *Equus*, „*Bos*“ (= *Leptobos*) und „*Elephas*“ (= *Archidiskodon*) in Europa mit dem Beginn des Pleistozäns gleichgesetzt (s. o.). Nach der heute als zutreffend erkannten Parallelisierung auf Grund von Säugetierfaunen im Mittelmeergebiet und im südrussischen Raum entspricht die Basis des Calabriano nicht — wie meist angenommen — jener des Villafranchium, sondern ist jünger. Die Faunen des älteren Villafranchium (z. B. Arondelli, Layna, Villaroya, Etouaires) zeigen noch typisch pliozänen Charakter (Rusciniun), doch tritt *Leptobos* bereits auf. *Equus* und „*Elephas*“ (= *Archidiskodon*) sind erstmalig im mittleren Villafranchium nachgewiesen. Das Calabriano ist jedoch erst mit dem jüngeren Villafranchium gleichzusetzen.

Damit können weder *Equus* noch *Archidiskodon* als Leitformen für das Quartär herangezogen werden. Das Calabriano entspricht zweifellos einer kühleren Phase, wie nicht nur das Erscheinen „nordischer“ Gäste im Mittelmeergebiet, sondern auch der Wechsel innerhalb der Säugetierfaunen dokumentiert.

Mit der Plio-Pleistozängrenze und ihrer Parallelisierung ist nur ein Problem bei der Gleichsetzung quartärzeitlicher Ablagerungen und ihrer Faunen berührt. Die Gliederung des Quartärs beruht primär auf dem mehrfachen Wechsel von Warm- und Kaltzeiten, wie er erstmalig einwandfrei durch PENCK & BRÜCKNER in den Alpen nachgewiesen wurde. Da es sich um wiederholbare Vorgänge handelt, basiert eine Parallelisierung meist nur auf der Abfolge derartiger Sedimente (z. B. Flußterrassen, Löß mit warmzeitlichen Bodenbildungen, Meeresterrassen infolge eustatisch bedingter Meeresspiegelschwankungen, Gletschermoränen). Diese Ablagerungen enthalten nur selten Wirbeltierreste oder ganze Faunen.

Bereitete bereits die Parallelisierung der von PENCK & BRÜCKNER entwickelten klassischen Gliederung des Pleistozän in vier Kaltzeiten, die nach Flüssen im Alpenvorland benannt wurden (Günz, Mindel, Riss und Würm) mit den Tieflandvereisungen im nördlichen Mitteleuropa (Elster, Saale, Weichsel) große Schwierigkeiten, so ist jene mit außereuropäischen quartären Kaltzeiten überhaupt nicht oder nur bedingt möglich. Dies war auch der Grund, weshalb in außeralpinen Gebieten stets von der letzten, vorletzten, vorvorletzten Kaltzeit bzw. Warmzeit gesprochen und damit zugleich eine Parallelisierung auf diesem Wege versucht wurde.

Das Fehlen von Säugetierfaunen an den typischen Lokalitäten im Alpenvorland verhindert eine exakte, biostratigraphisch fundierte Parallelisierung mit der vor allem von KRETZOR entwickelten Stufengliederung des Pleistozäns (Villanyium, Biharium, Oldenburgium). Diese auf Kleinsäugetieren beruhende Gliederung macht nicht nur weitgehend eine Parallelisierung mit den Kalt- und Warmzeiten, sondern praktisch auch mit den pleistozänen Großsäugetierfaunen unmöglich.

Da die Dauer des Pleistozäns mit 1,8 Millionen Jahren fast zu kurz ist, um eine echte biostratigraphische Gliederung durch die phyletische Aufeinanderfolge mehrerer Arten zu gestatten, wie es für andere Perioden möglich ist, wird meist eine ökostratigraphische Gliederung vorgezogen (z. B. Lössschnecken, Pollenflora), indem ökologisch, und zwar vorwiegend klimatisch bedingte und daher wiederholbare Unterschiede herangezogen werden. Unter den Großsäugetieren zeigen nur wenige

Gruppen eine ausreichende Evolution (z. B. Elephantidae, Bovidae, Ursidae, Canidae, Cervidae, Rhinocerotidae). Wesentlich günstiger ist die Situation wiederum bei den Kleinsäugetieren, wo vor allem die Wühlmäuse (Arvicolidae) durch eine raschere Artenablöse eine bessere Grundlage bilden. Alle diese Umstände bewirken, daß auch gegenwärtig kaum eine exakte Parallelisierung der quartärzeitlichen Faunen mit den Kalt- und Warmzeiten möglich ist. Erschwerend kommt noch hinzu, daß nicht nur innerhalb der „klassischen“ alpinen Kaltzeiten bzw. der Tieflandvereisungen mehrere Vorstöße zu unterscheiden sind, sondern auch, daß bereits vor dem Günz mehrfach Kaltzeiten (z. B. Donaukaltzeit im Alpenbereich, Pretiglian und Eburonian in Holland) auftraten, was auch durch ozeanographische Untersuchungen an Hand des wechselnden Kalkgehaltes bzw. der Planktonforaminiferen bestätigt wird. Eine dieser Kaltzeiten führte auch zum Erscheinen der „nordischen“ Gäste im Mittelmeer an der Basis des Calabriano bzw. zum Verschwinden thermophiler Florenelemente. Derartige Kaltzeiten bewirkten auch einen starken Faunenwandel, der in Mitteleuropa zum Verschwinden der warmgemäßigen Waldfauna und zu ihrem Ersatz durch Savannen- und Steppenelemente führte.

Da sich die Kaltzeiten in tropischen Gebieten nicht durch ausgedehnte Inlandvereisungen auswirkten, außerdem tiergeographisch bedingte Unterschiede eine Parallelisierung der Faunen auf biostratigraphischer Basis erschweren oder unmöglich machen, erscheint die unterschiedliche Parallelisierung pleistozäner Faunen aus Südamerika, Südostasien und Afrika mit jenen von Nordamerika und Europa verständlich. Sie erschwert selbstverständlich auch tiergeographische Schlußfolgerungen.

Hier hat eine weitere, erst in den letzten Jahren auf Grund ozeanographischer Untersuchungen entwickelte stratigraphische Methode, nämlich die **Magnetostratigraphie**, neue Impulse gegeben. Diese Methode beruht auf den wiederholten Umpolungen des geomagnetischen Feldes. Sie wird durch den remanenten oder Gesteinsmagnetismus möglich. Als solcher wird der in Gesteinen durch eingeregelte Eisenmineralien (z.B. Magnetit in vulkanischen, Hämatit in Sedimentgesteinen) nachweisbare Magnetismus bezeichnet, der seit der Bildung derartiger Gesteine bis zur Gegenwart stabil geblieben ist, sofern diese nicht durch eine spätere Aufwärmung über den Curie-Punkt verlorenging bzw. geändert wurde. Voraussetzung für den Gesteinsmagnetismus ist das Vorhandensein eines geomagnetischen Feldes. Planmäßige Untersuchungen der Ozeanböden haben gezeigt, daß diesen magnetischen Umpolungen ein zu den jeweiligen mittelozeanischen Rücken  $\pm$  parallel verlaufendes zweiseitig symmetrisch angeordnetes streifenförmiges Muster entspricht, das die wiederholten Umpolungen widerspiegelt. Diese Erscheinung ist von den Böden sämtlicher Ozeane bekannt und durch den Einsatz von Protonenmagnetometern von Schiffen oder Flugzeugen aus registrierbar. Die biostratigraphische Einstufung derartiger Ozeanbodensedimente ermöglicht überdies eine chronologische Einstufung dieser geomagnetischen Epochen. Diese geomagnetischen Epochen, die ihrerseits von kurzdauernden und daher „events“ genannten Ereignissen unterbrochen werden (z. B. Olduvai-Event), werden — abgesehen von den vier jüngsten, die man als Brunhes-, Matuyama-, Gauss- und Gilbert-Epoche bezeichnet — von der Gegenwart an gezählt. Für die erdgeschichtlich jüngeren magnetischen Epochen lassen sich über radiometrisch datierte Meeresablagerungen auch absolute Alterswerte angeben, so daß von einer richtigen Magnetostratigraphie gesprochen werden kann. Die erwähnten „events“ erleichtern eine Gleichsetzung der magnetischen Anomalien. Für die Quartärgliederung bedeutet die Magnetostratigraphie eine wesentliche Stütze, nicht nur hinsichtlich des Beginnes mit dem Olduvai-Event vor etwa 1,8 Millionen Jahren innerhalb der reversen Matuyama-Epoche, sondern auch durch den Beginn

der normalen Brunhes-Epoche vor etwa 700 000 Jahren sowie durch weitere Events innerhalb dieser Epoche (z. B. Jaramillo-Event). Sie haben u. a. eine Korrektur der Parallelisierung der nordamerikanischen Kalt- und Warmzeiten mit den europäischen notwendig gemacht (s. Tabelle 3). Das Wisconsin der USA entspricht nämlich nicht nur der letzten Eiszeit (Würm = Weichsel), sondern auch der vorletzten (Riß = Saale) und der letzten Warmzeit (Riß-Würm- oder Eem-Zeit) in Europa. Dadurch ergeben sich nicht nur entsprechende Konsequenzen für die Parallelisierung der älteren Kaltzeiten in Nordamerika mit jenen Europas, sondern auch für den Zeitpunkt des Einwanderns allochthoner Elemente.

Dieser mehrfache Wechsel von Warm- und Kaltzeiten hat nicht nur zu Verschiebungen der Grenzen der Klimazonen und damit auch der Vegetationsgürtel geführt, sondern auch zu Arealverschiebungen innerhalb der Fauna, die gegenwärtig nur sehr schwer exakt faßbar sind, da eine großräumige Parallelisierung meist unmöglich ist.

In Sonderfällen spielt noch die Bänderton- oder Warvenchronologie eine Rolle. Sie bedient sich kurzfristiger astronomischer Rhythmen, die in der jahreszeitlichen Schichtung von Schmelzwasserseen im periglazialen Bereich zum Ausdruck kommen. Sie kann allerdings nur zur Datierung des Spät- und Postglazials, also der jüngsten Erdgeschichte, herangezogen werden. Diese Methode wurde in Skandinavien entwickelt, wo sich derartige feingeschichtete Sedimente in Schmelzwasserseen untereinander und auch mit heutigen Seeablagerungen zeitlich in Beziehung setzen lassen und damit eine absolute Datierung der genannten Zeitspanne ermöglichen.

Tabelle 3. Vermutliche Parallelisierung des Quartärs nach RICHMOND 1975, VAN EYSINGA 1975 u.a. Parallelisierung nicht nur zwischen Europa und Nordamerika, sondern auch innerhalb Europas fraglich. Zuordnung von Tiglian und Pretiglian zum Pliozän wahrscheinlich. K = Kaltzeit, W = Warmzeit, Glac. = Glaciation

Epochen	Marine(u. kontinentale) Gliederung in Süd-Europa	Gliederung in NW-Europa	Gliederung im alpinen Europa	Gliederung in Nordamerika	Mammal ages in den USA
HOLOZÄN	Flandrium	Holocene	Nacheiszeit	Postglacial	
	Grimaldium	Weichselian	Würm-K		
	Neo-Tyrrhenium	Eemian	Riß-Würm-W	Wisconsin	
	—	Saalian	Riß-K	(Bull-Lake-Glac.)	
	Paläo-Tyrrhenium	Halsteinian	Mindel-Riß-W	Sangamon	
	—	Eisterian	Mindel-K	Illinoian	
	Sizilium	"Cromerian"	Günz-Mindel-W	Yarmouth	
	Emilianum	Menapian	Günz-K	Kansan	
		Calabrium	Waalian	Donau-Günz-W	Aftonian
			Eburonian	? Donau-K	Nebraskan
			Tiglian	Biber-Donau-W	
			Pretiglian	? Biber-K	
			Reuverian	?	
PLIOZÄN	Piacenzium (= Astium)	(Villafranchium)			

Rancholabrean

Irvingtonian

Blancan

Liefern bereits die Magnetostratigraphie und die Warvenchronologie in bestimmten Fällen auch absolute Altersdaten, so beruht die **Geochronometrie** oder „absolute“ Chronologie auf der Radioaktivität bestimmter Substanzen und ihrem Zerfall. Dieser Zerfall erfolgt spontan und gesetzmäßig, indem in einer bestimmten Zeitspanne, der sog. „Halbwertszeit“, stets die Hälfte der vorhandenen Atome eines radioaktiven Elementes zerfällt. Im gleichen Maß steigt die Menge des Zerfallsproduktes an. Sind die Halbwertszeiten eines radioaktiven Stoffes und die Anfangsmenge bekannt, so ist an Hand der Restmenge die Zeit feststellbar, die seit Beginn des Prozesses vergangen ist.

Zu den bekanntesten radioaktiven Elementen zählt das Uran, das meist als Gemisch verschiedener Isotope (z. B.  $^{232}\text{U}$ ,  $^{233}\text{U}$ ,  $^{234}\text{U}$ ,  $^{235}\text{U}$ ,  $^{237}\text{U}$ ,  $^{238}\text{U}$ ) auftritt, von denen jedoch nur die radioaktiven ( $^{234}\text{U}$ ,  $^{235}\text{U}$ ,  $^{238}\text{U}$ ) wichtig sind. Als Endprodukt dieser radioaktiven Uran-Isotope tritt Blei ( $^{207}\text{Pb}$ ,  $^{206}\text{Pb}$ ) auf. Die Isotope können sich in ihren Halbwertszeiten unterscheiden (Uran-234 mit einer Halbwertszeit von 250000 Jahren, Uran-235 mit 850 Millionen Jahren und Uran-238 mit 4400 Millionen Jahren). Besonders bekannt ist die Radiokarbon-Methode, die sich des radioaktiven Isotopes des Kohlenstoffs ( $^{14}\text{C}$ ) bedient und dank der kurzen Halbwertszeit (5570 Jahre) zur radiometrischen Datierung der jüngsten 50000 Jahre wichtig ist. Für die Datierung präklastischer Gesteine haben sich neben der Uran-Bleimethode besonders die Kalium-Argon- $(^{40}\text{K} : ^{40}\text{Ar})$  und die Rubidium-Strontium-Methode ( $^{87}\text{Rb} : ^{87}\text{Sr}$ ) bewährt.

Auf die Schwierigkeiten der Verknüpfung radiometrischer Daten aus magnetischen Gesteinen mit durch Fossilien eingestuften Ablagerungen wurde bereits hingewiesen. Sie und die nach den einzelnen Mineralen gewonnenen **Mineral-Alterswerte** sind die Ursache für die etwas abweichenden radiometrischen Werte für die einzelnen erdgeschichtlichen Epochen und Stufen. Manchmal sind jedoch die Werte selbst falsch, wie etwa für die Hipparrionfauna aus der Mergel-Tuffserie vom Höwenegg (Hegau, Südwesten der BRD), die mit 12,5 Millionen Jahren viel zu hoch angegeben wurden. Für die Parallelisierung afrikanischer tertiär- und quartärzeitlicher Wirbeltierfundstellen spielen radiometrische Altersangaben dank zahlreicher Tuffzwischenlagen eine wesentliche Rolle, da eine Gleichsetzung mit außerafrikanischen Säugetierfaunen nicht oder nur schwer möglich ist. Allerdings sind auch diese radiometrischen Werte nur mit entsprechender Vorsicht anzuwenden.

Angesichts der Wichtigkeit der altersmäßigen Datierung fossiler Faunen und der verschiedenen „lokalen“ chronologischen Gliederungen erschien es notwendig, diesem Fragenkreis ein eigenes Kapitel zu widmen.

### 1.3. Zur biogeographischen Terminologie

Im biogeographischen Schrifttum sind zahlreiche Begriffe gebräuchlich, von denen manche von den einzelnen Autoren in etwas unterschiedlichem Sinn oder Umfang verwendet werden. Es erscheinen deshalb einige Bemerkungen dazu sinnvoll.

Für den Zoogeographen bildet die Art des Verbreitungsgebietes eine wesentliche Grundlage. Es seien hier die **kontinuierliche**, also zusammenhängende, die diskontinuierliche und die disjunkte Verbreitung unterschieden. Unter einer **diskontinuierlichen Verbreitung** wird eine zwar nicht zusammenhängende, aber auch nicht disjunkte Verbreitung verstanden, indem unbewohnbare, aber nicht unüberwindliche Gebiete (z. B. Wälde für Steppenformen wie *Giraffa camelopardalis*; Abb. 6) das Verbreitungsareal kennzeichnen. Unter **disjunkter Verbreitung** ist das räumlich völlig



Abb. 6. Die gegenwärtige Verbreitung der Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) als Beispiel einer diskontinuierlichen Verbreitung. Nach SIDNEY, 1965, umgezeichnet.

getrennte Verbreitungsgebiet nicht nur von Arten (z. B. *Rangifer tarandus* und *Cervus elaphus* in Eurasien und Nordamerika, *Panthera leo* in Afrika und Südasien), sondern auch von höheren taxonomischen Einheiten zu verstehen, wie etwa die Gattung *Tapirus* in Zentral- und Südamerika einerseits, in Südostasien andererseits; die Familie Camelidae in Südamerika und in der Alten Welt oder die Ordnung der Beuteltiere in der Neuen Welt und der australischen Region. Gibt doch der taxonomische Grad gewisse Hinweise auf den Zeitpunkt der Disjunktion. Höhere taxonomische Kategorien weisen in der Regel auf eine bereits früher erfolgte Disjunktion als etwa Gattungen oder Arten.

Eng damit verknüpft sind Begriffe wie endemisch (= einheimisch), autochthon und allochthon. Als endemisch sind jene taxonomischen Kategorien zu bezeichnen, die in einer bestimmten Region, Kontinent, Provinz usw. heimisch sind. Sie müssen deswegen nicht autochthon sein, wie zahlreiche Beispiele zeigen. So sind die Lamas in Südamerika zwar endemisch, nicht aber autochthon. Andrerseits ist die Gattung *Odocoileus* (Amerikahirsche) in Nordamerika autochthon, aber nicht endemisch. Der Begriff endemisch ist verbunden mit der Frage nach der Heimat, autochthon und allochthon hingegen mit jener nach der Herkunft. Autochthone Elemente sind bodenständige, allochthone sind ortsfremde Formen. Auch hier ist zwischen verschiedenen taxonomischen Kategorien zu unterscheiden, wie folgende Beispiele zeigen.

Die nordamerikanische Beutelratte (*Didelphis marsupialis*\*) ist gegenwärtig in Nordamerika weit verbreitet und gilt als Element der nearktischen Fauna. Sie ist jedoch ein erdgeschichtlich sehr junger Einwanderer aus Süd- und Zentralamerika und daher — sowohl als **Gattung** wie auch als **Art** — ein neotropisches Element. Sie bildet als erdgeschichtlich junge allochthone Form keine endemische Art in Nordamerika. Hingegen kann die in den nordöstlichen USA und angrenzenden Gebieten Kanadas verbreitete Unterart (*Didelphis marsupialis virginiana*\*) als endemisches nearktisches Element bezeichnet werden. Die **Familie** der Beutelratten (Didelphidae) ist demgegenüber bereits zur Oberkreidezeit in Nordamerika heimisch gewesen und war auch noch bis ins Miozän mit einzelnen Arten vertreten. Die Didelphiden sind demnach als ursprünglich nearktische Elemente anzusehen, die gegenwärtigen Beutelratten Nordamerikas müßten zwar als „Rückwanderer“ bezeichnet werden, doch werden sie besser als neotropische Elemente klassifiziert.

Der Greifstachler (*Erethizon dorsatum*), der gegenwärtig von Alaska über weite Teile Kanadas und der USA bis nach Nordmexiko verbreitet ist, zählt zu den kennzeichnendsten Nagetieren Nordamerikas. *Erethizon* ist zwar eine der wenigen endemischen Gattungen der Nearktis, dennoch ist die Familie der Greifstachler (Erethizontidae) keine autochthone Säugetiergruppe in Nordamerika. Die Erethizontiden sind — wie die Didelphiden — Einwanderer aus Südamerika und demnach eigentlich neotropische Elemente. Sie sind, wie Fossilfunde bestätigen, allerdings bereits etwas früher in die Nearktis gelangt als *Didelphis*, nämlich schon im älteren Pleistozän (Kansan). Dies erklärt auch die gattungsmäßige Verschiedenheit zu den südamerikanischen Greifstachlern. Damit ist die Bedeutung des Grades des Endemismus aufgezeigt, der gewisse Rückschlüsse auf den Zeitpunkt der Einwanderung bzw. der Entstehung zuläßt.

Erscheint hier die Trennung in autochthone und allochthone Elemente je nach der taxonomischen Kategorie, sei es als Unterart, Art, Gattung oder Familie, terminologisch geklärt, so zeigt das folgende Beispiel, daß durch ein- oder gar mehrmaliges „Rückwandern“ in das eigentliche Entstehungsgebiet die Situation auch terminologisch problematisch wird.

Die Nabelschweine oder Pekaris (Tayassuidae = Dicotylidae) sind, soweit nach der bisherigen Fossildokumentation zu urteilen, vermutlich in Eurasien entstanden und breiteten sich über die einstige Beringbrücke bis nach Nordamerika aus, wo im jüngeren Tertiär auch die Entwicklung der zu den heutigen Nabelschweinen führenden Stämme stattfand. Erst im Pleistozän gelangten Pekaris nach Südamerika, um von dort später neuerlich nach Norden vorzudringen. Wie sind nun die heutigen Nabelschweine (*Dicotyles tajacu* und *Tayassu pecari*) zu bezeichnen? Man muß auch hier die Geschichte der einzelnen Arten berücksichtigen, um zu einer entsprechenden Terminologie zu gelangen.

Einfacher liegt die Situation bei den südamerikanischen Hirschen (Odocoileinae). Die bekannteste Art, der südamerikanische Sumpfhirsch (*Odocoileus dichotomus*), ist in der Neotropis endemisch. Die Gattung *Odocoileus* hingegen stammt aus Nordamerika, dem eigentlichen Entstehungsgebiet der Odocoileinae. Südamerika bildet für diese Hirsche ein sekundäres Radiationszentrum, wie das Vorkommen zahlreicher „Gattungen“ und Arten im Quartär dokumentiert.

Lassen sich Beispiele wie letzteres auch an Hand der rezenten Arten und ihrer Verbreitung deuten, so ist dies in anderen Fällen etwas schwieriger. Auch hier seien südamerikanische Formen erwähnt. Die Lamas (Gattung *Lama*) als Angehörige der Cameliden sind — wie bereits oben erwähnt — in Südamerika endemisch und werden demnach als neotropische Elemente bezeichnet. Entsprechend dem Nachweis von *Palaeolama* im Pleistozän Nordamerikas als Vorfahren des heutigen

Guanako und Vicugna ist diese Bezeichnung allerdings nicht auf die Lamas im allgemeinen (Gattung *Lama*), sondern nur auf die beiden genannten rezenten Arten zu beschränken. Die Cameliden sind nearktische Elemente. Sie sind nach den Fossilfunden in Nordamerika entstanden und waren im Tertiär und Quartär dort weit verbreitet. Erst im Pleistozän gelangten die Vorfahren der heutigen Lamas nach Südamerika, jene der Kamele im jüngsten Tertiär über die Beringbrücke nach Eurasien und im Pleistozän auch nach Afrika. Die nordamerikanischen Cameliden starben mit dem Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän aus.

Mit diesen Beispielen ist zugleich aufgezeigt, daß der Nachweis endemischer Formen kein Beweis für die Bodenständigkeit jener Gruppe ist, der sie angehören. Immerhin bilden der Prozentsatz der Endemismen und die Höhe der taxonomischen Kategorie dieser Endemismen eine Art Gradmesser für das Alter der Eigenständigkeit einer Provinz oder Region.

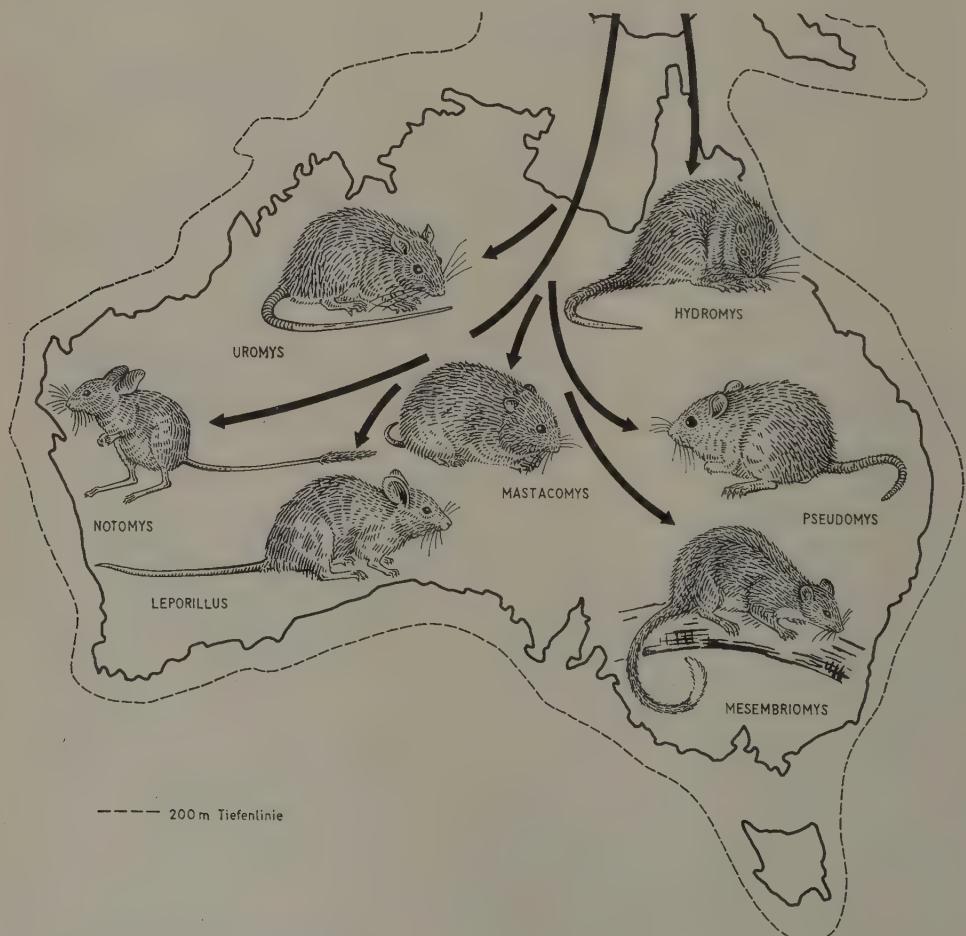


Abb. 7. Evolution und ökologische Vielfalt der australischen Muriden mit *Hydromys* (Hydromyinae) und den übrigen Murinae, die eine richtige Radiation mit maus- (*Pseudomys*) und rattenartigen (*Uromys*), wühl- (*Mastacomys*) und springmaus- (*Notomys*), hörnchen- (*Mesembriomys*) und kaninchenähnlichen Typen (*Leporillus*) erkennen lassen.

In der australischen Region sind die Eierleger (Monotremata) als Ordnung, die Beuteltiere mit drei Überfamilien und acht Familien endemisch. Madagaskar beherbergt eine endemische Unterordnung bzw. Überfamilie (Lemuriformes bzw. Lemuroidea) sowie drei Familien und sechs Unterfamilien als endemische Einheiten. In Westindien (Große und Kleine Antillen) sind gegenwärtig eine Familie (Solenodontidae) und elf Gattungen endemisch. Damit spiegelt sich die unterschiedliche Geschichte des australischen Kontinentes und der erwähnten Inseln bzw. der Zeitpunkt ihrer Besiedlung wider.

Nach dem Zeitpunkt der Besiedlung lassen sich Paläo- und Neoendemiten unterscheiden. **Paläoendemiten** sind meist Reliktfomren, die auch im System isoliert stehen (z. B. Schnabeltier, Ameisenigel), während als **Neoendemiten** spätere „Einwanderer“ mit Evolution am Ort bezeichnet werden und oft zahlreiche Arten umfassen (z. B. südamerikanische Odocoileinae, australische Muriden). Ihr Verbreitungsgebiet ist im Gegensatz zu dem Schrumpf- oder Reliktareal der Paläoendemiten meist durch Expansion gekennzeichnet. Besonders bemerkenswert ist oft die ökologische Vielfalt unter Neoendemiten, wie etwa den australischen Muriden (Abb. 7). Diese sind mit insgesamt 34 Gattungen in der australischen Region nachgewiesen. Diese Muriden sind durch maus- und rattenähnliche (*Pseudomys*), wühlmaus- (*Mastacomys*), springmaus- (*Notomys*), hörnchen- (*Mesembriomys*) und kaninchenähnliche Typen (*Conilurus*) vertreten. Unter den australischen Beuteltieren sind zwar gleichfalls zahlreiche ökologische Typen zu unterscheiden, die Konvergenzerscheinungen zu plazentalen Säugetieren bilden, doch deutet der Differenzierungsgrad auf eine wesentlich früher erfolgte Aufspaltung als bei den Muriden hin. Dieses Ergebnis steht mit den paläontologischen Befunden in Einklang, denenzufolge die Muriden erdgeschichtlich junge Einwanderer in Australien sind, die Beuteltiere und auch die Eierleger hingegen alteingesessene Gruppen bilden.

Zu den Begriffen Einwanderer (= Immigranten), Wanderung und Migration erscheinen einige Hinweise notwendig. Als **Wanderungen** werden in der zoologischen Fachliteratur die periodisch erfolgenden Bewegungen mit jeweiliger Rückkehr zum Ausgangsort verstanden, wie sie etwa von der Saiga-Antilope (*Saiga tatarica*) in Eurasien, von den Barren Ground-Karibus (*Rangifer tarandus arcticus*) und den Steppenbisons (*Bison bison*) in Nordamerika, von den Springböcken (*Antidorcas marsupialis*) in Südafrika und den Gnus (*Connochaetus taurinus albojubatus*) in Ostafrika, vom Grauwal (*Eschrichtius glaucus*) des Nordpazifiks bzw. von verschiedenen Fledermäusen bekannt sind. Demgegenüber ist eine **Migration** mit einer Ausbreitung im Sinne einer Erweiterung (Arealexpansion) oder einer Verschiebung des Verbreitungsareals verbunden, wobei unter **Areal** das Verbreitungsgebiet einer oder mehrerer Arten zu verstehen ist. **Einwanderer** oder Immigranten sind demnach Arten, die ein neues Areal, sei es eine Provinz oder eine Region, erreichen und besiedeln. Oft ist eine Einwanderung mit einer raschen Evolution verbunden.

Die **Ausbreitung** kann aktiv oder/und passiv erfolgen. Erstere ist von sämtlichen Säugetieren bekannt, seien es Land-, Wasser- oder Flugformen. Die passive Ausbreitung ist meist auf kleinere Formen beschränkt, die — abgesehen von der gewollten oder ungewollten Verschleppung durch den Menschen (z. B. Mäuse, Ratten) — bei Landsäugetieren meist durch Drift erfolgt. Die passive Verbreitung per Drift ist durch Bauminseln möglich, die von Meeresströmungen verfrachtet werden und dadurch zur Besiedlung von Inseln durch Landsäugetiere führen können.

Die interkontinentale Ausbreitung von Landsäugetieren kann auf verschiedenen geographischen Wegen erfolgen, unter denen G. G. SIMPSON folgende Möglichkeiten unterscheidet: 1. **Korridor** als mehr oder weniger breite Landverbindung, der für die meisten Formen gangbar ist, 2. **Filterbrücken** (= Semi-Barrieren), wie sie für

Landengen (z. B. Panama-Isthmus) charakteristisch sind. Sie sind nur für bestimmte Landsäugetiere passierbar (z. B. Wald- oder Steppenformen; Elemente der tropischen oder gemäßigten Zone), 3. „Sweepstakes routes“ für Inselhüpfer („island hoppers“), wie sie über Inselbrücken (z. B. Antillen, Kykladen) zwischen Kontinenten oder Inselgruppen bestehen. Hier spielt die passive Verbreitung per Drift eine entscheidende Rolle, die besonders für Kleinsäugetiere, wie Insektenfresser und Nagetiere sowie für kleinere Primaten, Beutel- und Raubtiere gilt.

Nach der Intensität des Faunenaustausches zwischen Zentral- und Südamerika im jüngsten Känozoikum kann angenommen werden, daß dieser im älteren Hemphillian vor etwa 8 Millionen Jahren, als erstmals neotropische Elemente (Xenarthra) in Nordamerika auftraten, nicht über eine Landbrücke, sondern über eine Inselkette erfolgte. Damals, im Huayqueriense, gelangte *Cyonasua* als einzige nearktische Gattung nach Südamerika. Ein richtiger Faunenaustausch fand erst im Blancan (= Chappadmalalense), also im jüngsten Pliozän vor ungefähr 2,5 bis 3 Millionen Jahren bzw. später im älteren Pleistozän (Quiense und Ensenadense) statt. Nach der großen Zahl der Einwanderer in Nord- bzw. Südamerika ist für diese Zeiten die Existenz einer Landbrücke anzunehmen.

Abschließend noch einige Hinweise auf die tiergeographischen Einheiten. Da hier nur die Faunen- und Verbreitungsgeschichte in ihren Grundzügen aufgezeigt werden kann, erscheint es verständlich, daß in diesem Rahmen fast ausnahmslos nur die großen tiergeographischen Einheiten, nämlich die Regionen, berücksichtigt sind, nicht jedoch Subregionen, Provinzen und Subprovinzen. Um deren Geschichte zu schreiben, reicht unsere derzeitige Kenntnis fossiler Faunen nicht aus.

Mit dem Grad des Endemismus (Anteil der höheren taxonomischen Kategorien) der rezenten Faunen ist ein für die tiergeographische Analyse wesentlicher Gesichtspunkt aufgezeigt worden, der in vielen Fällen auch durch die Fossildokumentation bestätigt wird. Für die vorzeitlichen Faunen gilt das gleiche Prinzip. Im älteren Schrifttum sind jedoch für fossile Faunen verschiedene Bezeichnungen gebraucht worden, die methodisch falsch und somit irreführend sind. So wurde die mittelmiozäne Säugetierfauna Europas als indomalayisch, die jungmiozäne (= altpliozäne im alten Sinne, d. h. pannonicisch-pontische) Fauna als ostafrikanisch, die ältestquartäre als südasiatisch und die altquartäre als kaukasisch-vorderasiatisch bezeichnet. Zweifellos sind gewisse Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen der genannten fossilen Faunen mit rezenten vorhanden, doch wäre es sachlich zutreffender, vom „miozänen“ Charakter der heutigen indomalayischen Fauna usw. zu sprechen, ganz abgesehen davon, daß sich die „afrikanischen“ Affinitäten verschiedener jungmiozäner Elemente in Europa vielfach nicht bestätigt haben.

#### 1.4. Faktoren der Verbreitung von Säugetieren

Bevor sich die Auffassung von der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Organismen durchsetzte, galt der Grundsatz, daß jede Art in dem Lebensraum existierte, für den sie erschaffen worden war. Erst die Erkenntnis vom stammesgeschichtlichen Wandel und die durch die beabsichtigte Einführung oder durch die Verschleppung ortsfremder Arten gemachten Erfahrungen haben zu einem grundsätzlichen Wandel dieser Auffassung geführt, zugleich aber auch erkennen lassen, daß die derzeit wirksamen Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit, Vegetation, Nahrungsangebot, Konkurrenten sowie Topographie in Form von Gebirgen, Meeren und Seen, Wüsten, Strömen u. dgl.) nicht ausreichen, um das heutige Verbreitungsbild aller Lebewesen

hinreichend zu erklären. Die immer reichlicher anfallenden Fossilfunde haben überdies gezeigt, daß die gegenwärtige Verbreitung der Tiere und Pflanzen historisch, im Sinne von erdgeschichtlich, bedingt ist und vom Zusammenwirken zahlreicher Faktoren abhängig ist.

Vorerst jedoch einige grundsätzliche Bemerkungen zu den Verbreitungsmöglichkeiten für Säugetiere, mit denen sich — wie schon erwähnt — besonders G. G. SIMPSON beschäftigt hat. Die Verbreitung von Meeressäugetieren ist meist klimatisch beeinflußt. Die Salinität des Meerwassers spielt dabei oft nur indirekt eine Rolle für die Ausbreitung, indem nicht der Salzgehalt an sich, sondern das spezifische Gewicht des Meerwassers und das Nahrungsangebot (z. B. Cephalopoden) für viele Wale ein Eindringen in das Süßwasser verhindert. Für die Ausbreitung von Meeressäugetieren sind Meeresstraßen (z. B. Beringstraße in der Gegenwart, Panamastraße zur Tertiärzeit) und Meeresströmungen (z. B. Humboldt- und Benguellastrom) ebenso von Bedeutung wie etwa die eiszeitlichen Eisstauseen für die Besiedlung heutiger Binnenseen durch Seehunde. Ob sekundär eine Besiedlung limnischer Biotope durch Meeressäugetiere erfolgte, ist nicht sicher erwiesen, für einzelne Wale jedoch anzunehmen. Landsäugetiere zeigen vielfach ein anderes Verbreitungsbild als etwa Landschnecken, Insekten und Landpflanzen. So ist, um nur ein klassisches Beispiel der Biogeographie anzuführen, die Säugetierfauna Neuguineas typisch australisch, die Pflanzen und Landschnecken hingegen zeigen vorwiegend ostasiatische Affinitäten. Neuguinea gehört — wie bereits oben erwähnt — nach den Säugetieren zur australischen Region, nach den Pflanzen hingegen zur Paläotropis. Dies ist durch die unterschiedlichen Verbreitungsmöglichkeiten bedingt, indem der passiven Verdriftung (durch Meeresströmungen oder durch Winde) bzw. Verschleppung — etwa durch Vögel — bei den beiden letztgenannten Organismengruppen eine wesentlich größere Rolle zukommt als bei Landsäugetieren. Wohl ist auch bei Kleinsäugetieren (z. B. Nagetiere, Insektenfresser, Primaten, kleine Beutel- und Raubtiere) eine Drift möglich und für die Besiedlung zahlreicher Inseln der einzige Weg gewesen. Hier können Inselketten als „Trittsteine“ („sweepstakes routes“) für die Besiedlung durch sog. „island hoppers“ eine große Rolle spielen (z. B. Sunda-Inseln, Antillen).

Aber auch Landbrücken müssen nicht für sämtliche Landsäugetiere gangbar sein. Hier sind es meist klimatisch bedingte Barrieren, die — vorwiegend durch die Vegetation — als Filterbrücken (s. o.) wirken, wie es etwa im Känozoikum für die Beringbrücke gilt, die Ostasien mit Alaska verband, oder für den Panama-Isthmus seit einigen Millionen Jahren. Auch die arabische Halbinsel, die im Jungtertiär, als das Rote Meer noch nicht existierte, den Faunenaustausch zahlreicher paläotropischer und anderer Elemente ermöglichte, bildete damals eine Art „Filterbrücke“.

Die Ausbreitungsmöglichkeiten sind bei Landsäugetieren von der Bindung an den Lebensraum, von ihrer Nahrung, der Art der Fortpflanzung und nicht zuletzt auch von der absoluten Größe abhängig, indem etwa für kletterfähige Kleinsäugetiere eher Driftmöglichkeiten gegeben sind. Je enger die Lebensraumbindung (Stenökie), desto begrenzter ist meist die Verbreitung. Das wohl bekannteste Beispiel unter den Säugetieren bildet der australische Koala (*Phascolarctos cinereus*; Abb. 8), der als monophage Art ausschließlich von Blättern bestimmter Eukalyptus-Arten lebt. Seine Verbreitung ist völlig von jener der Eukalyptus-Bäume abhängig. Ein Gegenstück unter den insektenfressenden Säugetieren bildet der Erdwolf (*Proteles cristatus*) Afrikas, der meist nur eine bestimmte Termitenart verzehrt (z. B. *Trinervitermes bettonianus*). Er fehlt in Westafrika, wo derartige futterreichenholende Termiten selten bzw. im Buschgelände und nicht in offenen Grassteppen vorkommen. Es erscheint verständlich, daß die Verbreitung derartiger stenöker Arten gegenüber Umweltänderungen viel anfälliger ist, als dies bei euryöken Formen der Fall ist.



Abb. 8. Der Beutelbär (*Phascolarctos cinereus*) Australiens als monophage Art, deren Verbreitung vom Vorkommen bestimmter Eukalyptus-Arten abhängig ist.

Eine besonders wichtige Rolle für die Verbreitung spielen Nahrungskonkurrenten. Sie können zur Verdrängung oder schließlich ganz zur Ausrottung führen, wie es etwa beim australischen Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) durch den Dingo, den australischen Wildhund, auf dem australischen Festland oder auch für das Aussterben der tertiärzeitlichen Raubbeutler Südamerikas durch echte Raubtiere im Pleistozän angenommen werden kann, wie MARSHAL kürzlich gezeigt hat. Gleiches gilt nach KROTT für die durch den Wolf bedingte Verdrängung des Vielfraßes auf die Moorbiotope der Nadelwaldregion in der Holarktis. In diesem Lebensraum ist der Vielfraß dem Wolf überlegen.

Umgekehrt kann das Verschwinden einer Gruppe zur Ausbreitung einer anderen führen. So wird die nahezu explosive Entfaltung und Ausbreitung der Hirsche im Pleistozän Nordamerikas mit dem fast völligen Aussterben der im Jungtertiär verbreiteten Gabelhornantilopen (Antilocapridae einschl. „Merycodontidae“) in Verbindung gebracht. Dieses Verschwinden steht offenbar in Zusammenhang mit klimatisch bedingten Vegetationsveränderungen, indem die offene Landschaft vorübergehend durch Wälder verdrängt wurde. Ähnliche Ursachen dürften auch für das Aussterben der Steppenbisons, der Rüsseltiere, der Riesenfaultiere, der Cameliden und der Einhufer am Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän in Nordamerika maßgeblich gewesen sein.

Diese großklimatischen Änderungen haben auch in Europa, wo der Alpen-Karpatenbogen und das Mittelmeer außerdem eine Ausbreitung nach Süden verhinderten, zu einer weitgehenden Verarmung der Fauna und Flora geführt. Demgegenüber war in Ostasien ein zeitweises Ausweichen der Fauna und Flora nach Süden und damit eine spätere Wiederbesiedlung des aufgegebenen Verbreitungsgebietes möglich. Die eiszeitlich bedingten Klimaschwankungen führten zu bedeutenden und wiederholten Faunenverschiebungen in diesem Raum, die bisher erst zum Teil rekonstruiert werden konnten. Ähnliche Vorgänge sind auch für den afrikanischen Kontinent anzunehmen, wo der Wechsel von Pluvialzeiten und Trockenzeiten zu bedeutenden Vegetationsverschiebungen und damit auch Faunenänderungen führte.

In Nordamerika, wo der kanadische Eisschild zur Eiszeit gleichfalls wärmeliebende Wald- und Savannenbewohner nach Süden abgedrängt hatte, erfolgte die Wiederbesiedlung über die damalige Beringbrücke rascher (z. B. *Ovis*, *Bison*) als vom Süden

her durch heimische Elemente (z. B. Gabelböcke, Pekaris). Auch hier spielen Fragen der stammesgeschichtlichen Herkunft eine entscheidende Rolle, wie etwa der Bison (*Bison bison*) erkennen lässt. Ist er ein Nachkomme heimischer eiszeitlicher Steppenbisons oder ein junger Einwanderer aus Asien? Verschiedene Kriterien sprechen für letzteres.

Wie rasch Arealausweitungen erfolgen können, dokumentieren gegenwärtig verschiedene Arten, die z. T. als Kulturfolger zu bezeichnen sind. Als Beispiele seien Beutelratte (*Didelphis marsupialis*\* ) und Gürteltier (*Dasyurus novemcinctus*) als neotropische Elemente in Nordamerika genannt, die in den letzten eineinhalb Jahrhunderten vom Süden bis nach Kanada bzw. von Texas bis nach Nebraska vorgedrungen sind. Als altweltliches Gegenstück sei der Feldhase (*Lepus europaeus*) angeführt, der sein Verbreitungsgebiet in den letzten 50 Jahren beträchtlich nach Osten ausgeweitet hat (Abb. 9).

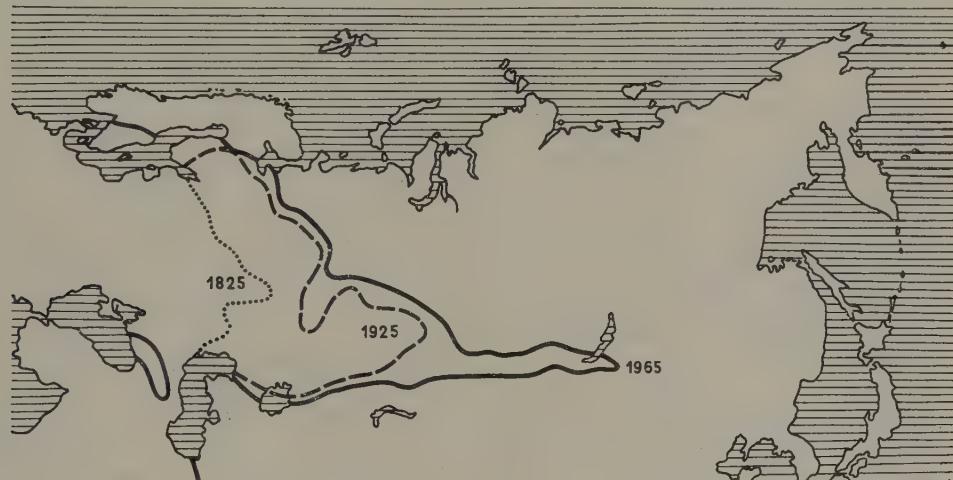


Abb. 9. Die Ausbreitung des Feldhasen (*Lepus europaeus*) nach Osten in den letzten 150 Jahren. Nach TIMOFEEFF-RESSOVSKY, 1939, und FORMOSOVA, 1965, zusammengestellt.

In Zusammenhang mit der Ausbreitung während der stammesgeschichtlichen Entwicklung sind verschiedene Arbeitshypothesen bzw. Theorien aufgestellt worden, von denen die Verdrängungshypothese und die Ausbreitungshypothese genannt seien. Beide Hypothesen gehen von der Annahme eines Ursprungszentrums („center of origin“) und damit einer monophyletischen Abstammung der jeweiligen Gruppe aus und schließen eine polytope Entstehung aus. Während etwa ADAMS die Ausbreitungszentren („centers of dispersal“) als Gebiete mit der größten Differenzierung eines Typs definiert, finden sich nach MATTHEW die fortschrittlichsten Arten im Zentrum der Ausbreitung, die primitivsten oder altertümlichsten hingegen am Rand. Nach MATTHEW entstanden neue Formen vor allem wegen des saisonalen Klimawechsels in den gemäßigten Klimazonen der Nordkontinente (Holarktis), die primitiveren wurden in die Äquatorgebiete (Palaeotropis und Neotropis) abgedrängt. Diese Verdrängungshypothese basiert im wesentlichen auf Untersuchungen an Landwirbeltieren, besonders an tertiärzeitlichen Säugetieren.

Demgegenüber sieht DARLINGTON in der tropischen Zone der Alten Welt die Evolutions- und Ausbreitungszentren, von wo aus die Verbreitung in die gemäßigten Zonen

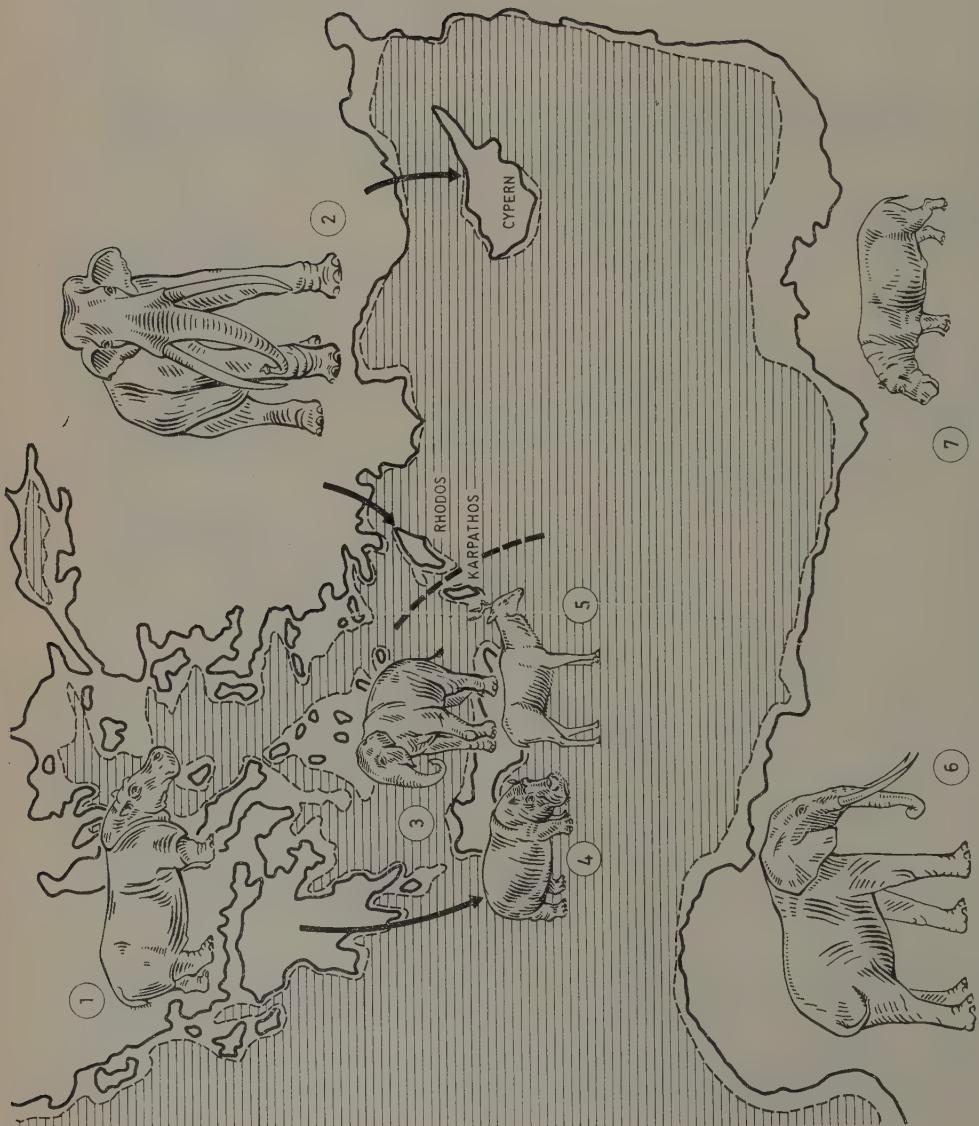


Abb. 10. Zwergformen von Inseln und die „normal“wüchsigen Festlandsarten. Zwerg-Flußpferde und Zwerg-Hirsche aus dem Pleistozän von Kreta als Beispiel. Vergleiche Text S. 41.  
**1** — *Hippopotamus antiquus*, **2** — *Elephas (Palaeoloxodon) namadicus*, **3** — *E. creticus*, **4** — *Hippopotamus creutzburgi*, **5** — *Megaloceros cretensis*, **6** — *Loxodonta africana*, **7** — *Hippopotamus amphibius*.

erfolgte. Nach dieser **Ausbreitungshypothese** finden sich die primitivsten Formen im Zentrum, die evolviertesten hingegen randlich.

Nach Fossilfunden und paläoklimatologischen Befunden muß während der Verbreitung der Landsäugetiere mit beiden Möglichkeiten gerechnet werden, wie es auch für andere Tier- und Pflanzengruppen gilt, ganz abgesehen davon, daß oft nicht von einem Ursprungszentrum gesprochen werden kann. Für die Tertiärzeit Eurasiens ist übrigens eine allmähliche Klimaverschlechterung vom Eozän bis zum Pliozän kennzeichnend, die mit beigetragen haben mag zu MATTHEWS Aufstellung der Verdrängungshypothese.

Als Parallele seien die Hummeln (Gattung *Bombus*) unter den Hymenopteren erwähnt, die nach REINIG zweifellos paläarktischen Ursprunges sind. Während die narktischen Formen nahe Beziehungen zu paläarktischen aufweisen, werden die Abstände zu mittel- und südamerikanischen Formen immer größer, wobei letztere den altertümlichsten Hummeltypus repräsentieren. Ähnliches gilt für das Verhältnis zwischen den paläarktischen und den orientalischen Hummeln. Entstehung und Verbreitung der Säugetiere werden nur in Zusammenhang mit der paläogeographischen Situation verständlich, die im folgenden Kapitel besprochen wird.

Als wesentlichste Faktoren für die Ausbreitung der Tiere gelten die Evolution und die Umwelt, indem bei entsprechend differenzierten Lebensräumen mit großer Zahl ökologischer Nischen genetische Änderungen (Mutanten) eher Chancen haben, sich durchzusetzen. Eine wesentliche Rolle kommt dabei der Separation zu, die bei kleinen Populationen zur raschen Speziation beiträgt.

In gleichen Lebensräumen kommt es unabhängig voneinander zur Entstehung gleicher Lebensformtypen, sei es als Konvergenzen oder als Parallelerscheinungen, von denen bereits oben die Rede war. In räumlich begrenzten Arealen, wie es Inseln sind, besteht bei Großformen die Tendenz zur Entstehung von Kleinformen, bei Kleinsäugern hingegen der „trend“ zu Riesenformen. Als Beispiele sind Zwergelefanten, Zwergflußpferde und Zwerghirsche der Mittelmeerinseln genannt (Abb. 10). Zwergelefanten sind nicht nur von den eiszeitlichen Mittelmeerinseln (z. B. Cypern, Kreta, Malta, Sizilien) bekannt, sondern auch von Indonesien, den Philippinen und von der Santa Rosa-Insel vor der Küste Kaliforniens. Sind es auf den Mittelmeerinseln im wesentlichen Abkömmlinge der sog. *Palaeoloxodon*-Gruppe, so gehören die Zwergformen von Celebes und der Santa Rosa-Insel dem *Archidiskodon*-Stamm an. Zwergformen von eiszeitlichen Stegodonten sind von Südostasiens Inselwelt bekannt. Aber selbst für die Zwergelefanten der Mittelmeerinseln ist eine voneinander unabhängige Entstehung anzunehmen. Dies dürfte auch für die Zwergflußpferde und die Zwerghirsche der Mittelmeerinseln gelten. Probleme bildet die Besiedlung mancher Inseln, da eustatisch bedingte Meeresspiegelabsenkungen zu den Kaltzeiten im Pleistozän vielfach nicht zur Entstehung von Landbrücken ausreichten. Die Meerestrassen müssen aktiv von Landsäugetieren überwunden worden sein. Bei manchen Inseln wird der Ausbreitungsweg der Immigranten diskutiert. Für die Insel Kreta hat STORCH in jüngster Zeit an Hand der heutigen Verbreitung der Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*) nachgewiesen, daß die Besiedlung vom Osten her, vom kleinasiatischen Festland über Rhodos und nicht vom Nordwesten über die Kykladen erfolgte. Zwergflußpferde (*Hippopotamus madagascariensis*) sind übrigens auch von Madagaskar nachgewiesen.

Riesenformen von Kleinsäugern sind nicht nur von Mittelmeerinseln bekannt geworden, wie etwa Riesenschläfer (*Leithia melitensis*) und Riesenkammfinger (*Pellegrinia*) aus dem Pleistozän Maltas bzw. Siziliens, sondern als Großratten auch aus dem Pleistozän der Kanarischen Inseln (*Canariomys*), von Flores (*Spelaeomys*, *Papagomys*), von Timor (*Coryphomys*) und von den Philippinen (*Crateromys*). In

jüngster Zeit hat FREUDENTHAL einen Riesenrattenigel (*Deinogalerix koenigswaldi*) aus dem Jung-Tertiär von der Halbinsel Gargano (Italien) beschrieben, die damals eine Insel bildete. Auch die rezenten Schlitzrüssler (*Solenodon*) von Kuba und Haïti sind Insel-Großformen.

Das Vorkommen derartiger Riesen- bzw. Zwergformen auf Inseln bietet nicht nur verbreitungsgeschichtliche, sondern auch paläogeographische Probleme. Meist läßt sich die Ausbreitung solcher Landsäugetiere durch eiszeitlich bedingte Meeresspiegel-schwankungen erklären. Im Mittelmeerraum kommen jedoch auch tertiärzeitliche Ereignisse (z. B. Salinitätskrise im Messiniano) dazu, auf die im nächsten Kapitel zurückgekommen sei. So lassen sich im Mittelmeergebiet auf Inseln pleistozäne Inselfaunen mit Festlandscharakter (z. B. Rhodos, Kos) von endemischen Inselfaunen (z. B. Kreta, Kykladen, Karpathos) unterscheiden. Sie sind ihrerseits für die Rekonstruktion des paläogeographischen Geschehens wichtig. Eiszeitlich bedingte Meeresspiegelschwankungen und die dadurch entstandenen Landbrücken reichen jedoch nicht aus, um das Vorkommen sämtlicher Mittelmeer-Inselfaunen zu erklären, wie etwa die engen faunistischen Beziehungen zwischen den Balearen und Sardinien einerseits bzw. Malta anderseits (z.B. Gliriden, *Nesiotites*) erkennen lassen.

### 1.5. Bemerkungen zur Abgrenzung und Taxonomie der Säugetiere

Im Anschluß an das oben gesagte erscheinen einige Bemerkungen über die Abgrenzung und das System der Säugetiere erforderlich. Während für den Zoologen die Unterscheidung von Säugetieren und Reptilien keine Schwierigkeiten bereitet, ist die Trennung für den Paläontologen an Hand von Fossilfunden schwierig, da Übergangsformen (Therapsiden) bekannt sind. Diese Therapsiden oder „mammal-like reptiles“ besitzen verschiedene Merkmale, wie sie sonst nur für Säugetiere typisch sind. Da auch anzunehmen ist, daß sie behaart und begrenzt homöotherm waren, erscheint die ver einzelt vertretene Ansicht, die Therapsiden auch als Angehörige der Säugetiere zu klassifizieren, verständlich. Da jedoch auch den bisher als erdgeschichtlich älteste Säugetiere klassifizierten Morganucodontiden aus der Ober-Trias manche Säugetier-merkmale (z.B. drei Gehörknöchelchen) fehlen, steht nicht nur deren Zugehörigkeit zu den Säugetieren zur Diskussion, sondern überhaupt die Definition des Begriffes Säugetier. Angesichts der fließenden Übergänge zu Reptilien und der immer reichlicheren Fossildokumentation kann die Grenzziehung zwischen Reptilien und Säugetieren nur eine künstliche sein.

Nun aber zur Taxonomie und damit zur systematischen Großgliederung der Säugetiere. Aufgabe der Taxonomie als biologische Ordnungswissenschaft ist es, die vorhandene Formenmannigfaltigkeit der Organismen zu gliedern und in ein System zu bringen. Für den Systematiker und damit auch für den Tiergeographen ist es jedoch notwendig, daß — wie bereits oben betont — dieses System die genealogischen oder blutsverwandtschaftlichen Beziehungen möglichst genau widerspiegelt; denn die Kenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen bildet die unbedingt notwendige Voraussetzung für eine tiergeographische Auswertung. Entsprechend der unterschiedlichen Merkmalsbewertung werden die Auffassungen der einzelnen Autoren über die Gliederung der Säugetiere nie ganz übereinstimmen, ganz abgesehen davon, daß der Wissensfortschritt durch neue Erkenntnisse stets zu Änderungen führt. Dies bedeutet, daß auch die hier vertretene Gliederung nur dem gegenwärtigen Kenntnisstand entspricht.

Die Grundlagen für die taxonomische Gliederung der Säugetiere hat G. G. SIMPSON im Jahre 1945 in seiner „Classification of the mammals“ ausführlich dargelegt. Seit-

herige Fossilfunde und deren Untersuchung haben wesentliche Korrekturen notwendig gemacht, die nicht nur Details, sondern auch die Großgliederung betreffen. Dazu kommen auch neue Befunde, vor allem von Seiten der Serodiagnostik, die zu neuen Erkenntnissen geführt haben. Dennoch sind noch zahlreiche Probleme offen.

Über die systematische Großgliederung der Säugetiere bestehen vor allem hinsichtlich der Zuordnung der mesozoischen Säugetiere und der Monotremen noch Meinungsverschiedenheiten, die nicht zuletzt mit der Frage nach der stammes-

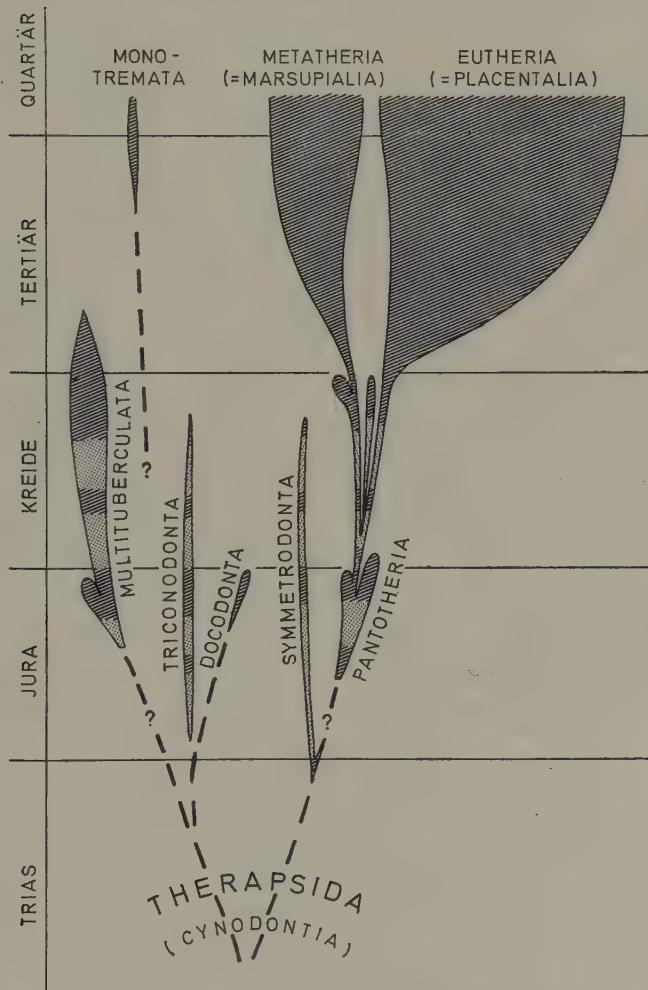


Abb. 11. Herkunft, zeitliche Verbreitung und vermutliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge der Säugetierstämme. Die Therapsida (Reptilia) als Stammformen der Säugetiere, die erstmals in der jüngsten Trias bzw. im Lias mit den Docodonta (Morganucodontiden), Symmetrodonta (*Kuehneotherium*) und den (?) Haramiyiden erscheinen. Zugehörigkeit der Haramiyiden zu den Multituberculaten sehr fraglich. Problem der Di- bzw. Polyphylie je nach Definition. Zweigliederung der Säugetiere in Prototheria (i. w. S.; Multituberculata, Monotremata, Triconodonta und Docodonta) und Theria (i. w. S.; Symmetrodonta, Pantotheria, Metatheria und Eutheria). Schraffur = fossiler Nachweis.

geschichtlichen Einheit der Säugetiere verknüpft sind. Während nach KERMACK innerhalb der Säugetiere nur zwei Großgruppen, nämlich die Prototheria (i. w. S. = Atheria mit den Triconodonta, Docodontata, Multituberculata und Monotremata) und die Theria (i. w. S. = Orthotheria mit den Symmetrodonta, Pantotheria, Meta- und Eutheria), zu unterscheiden sind, nimmt HAHN eine Dreigliederung an, indem die Multituberculaten mit den rhätischen Haramiyiden auf eine eigene Gruppe unter den Trias-Therapsiden zurückgeführt werden. Nach anderen Autoren bilden die Prototheria i. S. v. KERMACK keine Einheit, sondern umfassen drei oder vier getrennte Stammlinien. Wesentlich ist dabei der Bau der seitlichen Schädelwand, der — soweit bekannt — bei den Prototheria und Theria grundsätzliche Unterschiede zeigt. Bemerkenswert erscheint auch die Tatsache, daß bei den Triconodonten noch das primäre Kiefergelenk neben dem sekundären in Funktion ist und bei den Docodonten und Multituberculaten bisher keine Anzeichen der Umbildung der Elemente des primären Kiefergelenkes in Gehörknöchelchen festgestellt werden konnten. Durch Fossilfunde ist die Trennung der Prototheria (Docodontata: *Eozostrodon*, *Morganucodon*) und Theria (Symmetrodonta: *Kuehneotherium*) seit der Ober-Trias (Rhät) erwiesen (Abb. 11). Bei den Monotremata sind ebenso wie bei den Theria (Meta- und Eutheria) drei Gehörknöchelchen nachgewiesen. Die Zuordnung der Monotremen zu den Prototheria (i. w. S.) und ihre stammesgeschichtliche Ableitung von Triconodonten würde bedeuten, daß der Erwerb von drei Gehörknöchelchen mindestens zweimal unabhängig voneinander erfolgt ist. Eine Annahme, die durch den etwas abweichenden Bau der Gehörknöchelchen (Hammer und Amboß) sowie durch den Musculus detrahens mandibulae, der bei den Eierlegern als Unterkieferöffner wirkt, nicht einfach von der Hand zu weisen ist. Damit wäre jedoch die Diphylie der Säugetiere nach der derzeitigen Definition (sekundäres Kiefergelenk, drei Gehörknöchelchen, heterodontes Gebiß) erwiesen. Demgegenüber halten CROMPTON & JENKINS an einem monophyletischen Ursprung fest, da eine gemeinsame Wurzelgruppe innerhalb der Cynodontia unter den Therapsiden, nämlich die Galesauriden, anzunehmen ist. Fraglich erscheint dies allerdings für die Haramiyiden mit ihrem stark abweichenden Backengebiß.

Diskutiert wird weiter die systematische Zuordnung der Morganucodonten (z.B. *Morganucodon*, *Eozostrodon* = ? *Megazostrodon*, *Sinoconodon*) der Trias. Nach dem heutigen Kenntnisstand erscheint es wahrscheinlich, daß die Morganucodonten die Ausgangsformen der Docodonten bilden. Bei *Morganucodon* sind sämtliche reptilischen Unterkieferknochen vorhanden, wobei neben dem sekundären Kiefergelenk auch noch das primäre oder Quadrato-Articulargelenk funktionell ist. Dies bedeutet, daß — wie bei den Reptilien — nur ein Gehörknöchelchen vorhanden war. Innerhalb der Theria bilden die Symmetrodonta eine eigene Gruppe, die nach McKENNA nicht als Wurzelgruppe der Pantotheria gelten kann, unter denen die Dryolestoidea gleichfalls einen Seitenzweig darstellen. Nach der derzeitigen Fossildokumentation scheinen die Meta- und Eutheria Schwestergruppen im Sinne von HENNIG zu bilden, indem *Holoclemensia* als „Gebiß“-Beutler und *Pappotherium* als „Gebiß“-Placentalier gleichzeitig in der jüngeren Unterkreidezeit auftreten.

Für die Eutheria läßt sich die von SIMPSON durchgeführte Gliederung in vier Kohorten (Unguiculata, Glires, Mutica und Ferungulata) nicht mehr aufrechterhalten, wie seitherige Untersuchungen gezeigt haben. Die als Glires zusammengefaßten Ordnungen der Rodentia und Lagomorpha sind nicht auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückzuführen. Nagetiere und Hasenartige sind unabhängig voneinander entstanden, die Nagezähne bilden demnach reine Konvergenzerscheinungen. Die Rodentia sind zweifellos Angehörige der Unguiculata. Auch die Kohorte Mutica für die Cetacea läßt sich nicht mehr aufrechterhalten. Den Cetaceen kommt innerhalb

der Säugetiere zweifellos eine isolierte Stellung zu. Sie sind jedoch an das völlige Wasserleben adaptierte Abkömmlinge primitiver Huftiere, weshalb ihre Abtrennung als eigene Kohorte nicht gerechtfertigt ist. Demnach wäre eine Untergliederung der Eutheria lediglich in Unguiculata und Ferungulata gerechtfertigt. Demgegenüber trennt McKENNA die Edentata mit den Xenarthren als eigene Kohorte ab, der er die übrigen placentalen Säugetiere als Epitheria gegenüberstellt. Innerhalb der Epitheria unterscheidet McKENNA die Ernotheria mit den Macroscelidea und den Lagomorpha und die Preptotheria mit den Ferae, Insectivora, Archonta und Ungulata. Die Rodentia werden als Epitheria inc. sed., die Pholidota als (?) Preptotheria inc. sed. angeführt. Diese Gruppierung, die noch viel weiter geht, beruht zwar auf dem Hennigschen Prinzip der Schwestergruppen, doch sind die Voraussetzungen dazu (angenommene Gebißhomologien) nicht gesichert.

Auch die Gliederung in Unguiculata und Ferungulata ist verschiedentlich in Frage gestellt worden. Anlaß dazu waren die zalambdodonten „Insektenfresser“, über deren Entstehung und systematische Zuordnung bzw. stammesgeschichtliche Einheit auch gegenwärtig noch diskutiert wird. Bereits frühzeitig kam dies in der Gliederung der Insectivoren in Zalambdodonta und Dilambdodonta durch GILL zum Ausdruck. Das Problem lautet: Sind die zalambdodonten „Insektenfresser“ eine unabhängig von den übrigen Insectivoren entstandene einheitliche Primitivgruppe, oder ist die Zalambdodontie der Molaren sekundär und womöglich mehrfach unabhängig voneinander aus einem jeweils dilambdodonten Gebiß hervorgegangen? Je nach Beantwortung dieser Frage (Zalambdodontie als gemeinsame Spezialhomologie bzw. Homologisierung der Zahnhöcker: Haupthöcker der  $M^{\text{sup}}$  = Paracon oder Protocon? Abb. 12) erfolgt die systematische Gliederung verschieden. Nach wesentlichen Unterschieden im Schädelbau bilden die zalambdodonten Insektenfresser (Chrysochloroidea, Tenrecoidea, Solenodontidae) jedoch keine stammesgeschichtliche Einheit, sondern sind unabhängig voneinander aus mindestens zwei Wurzeln innerhalb der Insectivoren entstanden. Die Beantwortung dieser Frage ist zugleich tiergeographisch von Bedeutung, wie bereits oben aufgezeigt wurde.

Die Gliederung der Insectivora ist jedoch noch mit weiteren Problemen verbunden. Diese betreffen rezenten und fossile Formen. Bereits HAECKEL trennte nach einzelnen konstanten morphologisch-anatomischen Unterschieden (z. B. Blinddarm) innerhalb

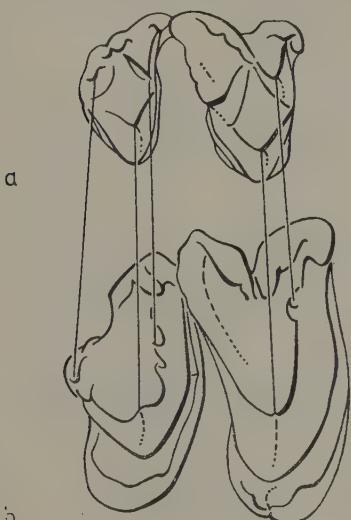


Abb. 12. Zalambdodontie der Molaren ( $M^{2-3}$  dext.) bei *Solenodon* (b) und die Homologisierung der Zahnhöcker mit den dilambdodonten Molaren bei *Nesophontes* (a) nach McDowell 1958.

der rezenten Insektenfresser die Lipotyphla und Menotyphla. Als Menotyphla wurden die Rüsselspringer und die Spitzhörnchen zusammengefaßt und den übrigen Insectivora (Lipotyphla) gegenübergestellt. Wie noch im folgenden ausgeführt, sind tatsächlich tiefgreifende Differenzen vorhanden, die zwar eine Abtrennung der Menotyphla rechtfertigen, ohne daß jedoch deren stammesgeschichtliche Einheit gesichert ist. Aber auch über die Gliederung der übrigen Insectivora und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sind die Meinungen geteilt, indem bereits BROOM die Chrysochloriden als eigene Ordnung abtrennte und auch ROUX auf Grund ihrer Schädelentwicklung auf die frühzeitige Abspaltung von den übrigen placentalen Säugetieren hinwies. Sie findet auch bei BUTLER ihren Ausdruck als eigene Unterordnung Chrysochloroidea neben den Tenrecoidea, Erinaceomorpha und Soricomorpha. Nach BUGGE wären von letzteren noch die Talmorpha als eigene Unterordnung abzutrennen. Die in jüngster Zeit von VAN VALEN vorgenommene Zusammenfassung einzelner Insectivorengruppen („Palaeoryctoidea“, Tenrecoidea und Chrysochloroidea) mit verschiedenen Creodonten als eigene Ordnung (Deltatheridia) ist nicht gerechtfertigt.

Ein weiteres taxonomisches Problem bilden die Creodonta. Dieser Begriff wurde durch COPE im Jahr 1875 für verschiedene „Urraubtiere“, für primitive Raubtiere (Miacidae) und einzelne Insectivoren geschaffen. SCHLOSSER gliederte die Insectivoren aus und klassifizierte die Creodonten als eigene Unterordnung innerhalb der Raubtiere (Carnivora), nachdem bereits MATTHEW innerhalb der Creodonten wegen grundsätzlicher Differenzen in der Ausbildung des Backenzahngebisses drei Gruppen (Acreodi = Mesonychoidea, Procreodi = Arctocyonoidea und Pseudocreodi = Oxyaenoidea) unterschieden hatte. Auch seither sind immer wieder Zweifel an der Einheitlichkeit der Creodonten geäußert worden. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß es sich einerseits um primitive Huftiere (Arctocyanoidea und Mesonychoidea) handelt, die nach VAN VALEN als Angehörige der Condylarthra (Urhuftiere) zu klassifizieren sind, andererseits um raubtier-ähnliche Säugetiere (Oxyaenoidea), die wegen fehlender Spezialhomologien mit den Raubtieren nicht als Carnivora bezeichnet werden können. Die für die Carnivoren typische Brechscheren aus  $P^4/M_1$  fehlt den Hyaenodonten. Sie ist durch den  $M^1/M_2$  oder  $M^2/M_3$  ersetzt (Abb. 13). Abgesehen von diesen Eigenheiten im Bau des Gebisses sind weitere konstante Unterschiede im Bau des Schädels und der Handwurzel gegenüber den Carnivoren vorhanden, so daß sie als eigene Ordnung zu werten sind. Hier sei der Name Hyaenodonta gebraucht, da der Begriff Creodonta durch COPE in wesentlich weiterem Umfang verwendet wurde.

Neuerdings hat HOFFSTETTER die auf BROOM zurückgehende Zweiteilung der Säugetiere in Palaeotherida bzw. Henotheria (Monotremata, Marsupalia, Xenarthra, Artiodactyla, Perissodactyla, Proboscidea, Sirenia und Chrysochloridae) und Neotherida (Insectivora außer Chrysochloridae, Chiroptera, Primates, Carnivora, Rodentia, Lagomorpha, Hyracoidea, Pholidota und Tubulidentata) wieder aufgegriffen und durch angenommene paläobiogeographische Beziehungen zu stützen versucht. Gegen diese lediglich auf der Zahl basicranialer Elemente beruhende Zweiteilung sprechen jedoch wichtige Argumente in morphologischer und verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht, so daß diesem Merkmalskomplex keine wesentliche Bedeutung in taxonomischer Hinsicht zukommt.

Damit sind die wichtigsten Probleme der Großgliederung der Eutheria erörtert. Hier nur noch einige Bemerkungen zur Abgrenzung und Gliederung einiger weniger Säugetierordnungen, soweit es zum Verständnis der folgenden Kapitel notwendig erscheint.

Zunächst noch einmal zu den als Menotyphla (s. o.) zusammengefaßten Spitzhörnchen und Rüsselspringern. Eingehende anatomische Untersuchungen an den

Spitzhörnchen Südostasiens (Tupaiidae; Abb. 14) haben zahlreiche Übereinstimmungen mit Primaten aufgezeigt, die verschiedentlich zur Abtrennung von den Insectivora und ihrer Zuordnung als Subprimaten innerhalb der Primaten führte. Da jedoch im Bau der systematisch wichtigen Gehörregion ein als grundsätzlich erachteter Unterschied gegenüber den Primaten besteht und auch die Fortpflanzungsbiologie sowie das Verhalten wesentlich von dem der Primaten verschieden ist, erscheint eine Abtrennung als eigene Ordnung eher gerechtfertigt bzw. notwendig, für die nach BUTLER der durch WAGNER im Jahre 1855 verwendete Name Scandentia (= *Tupaioidea* auct.) zur Verfügung steht. Die Tupaioidea sind ein eigener Stamm, der aus kreidezeitlichen Insectivoren hervorging und sich parallel zu den Primaten entwickelt hat. Die Tupaiiden sind somit nicht deren Stammformen, sie können

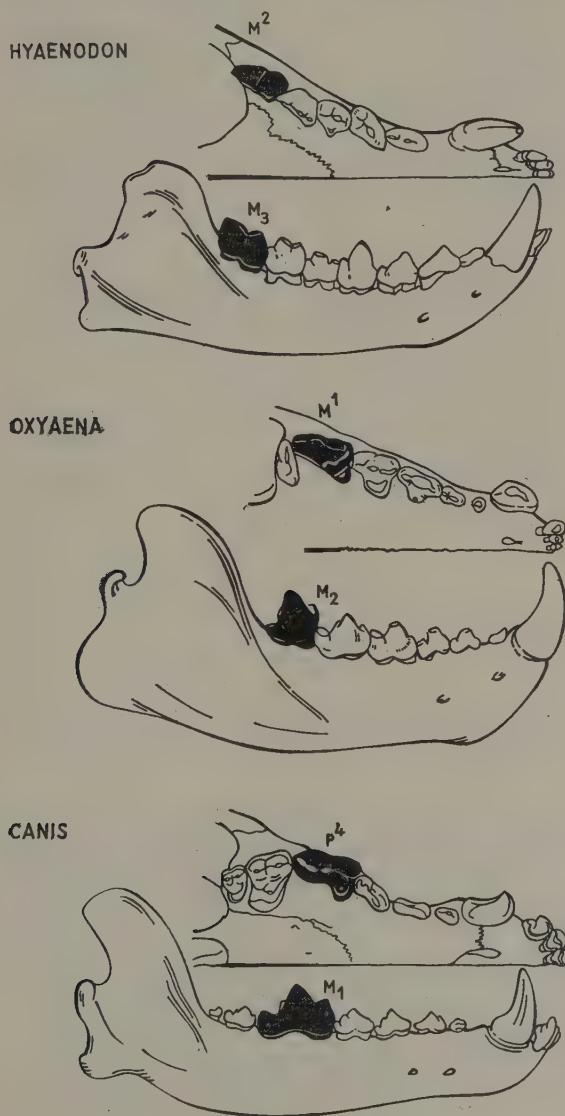


Abb. 13. Das Brechscherengebiß bei alttertiären Hyaenodonten (*Hyaenodon*, *Oxyaena*) und bei Carnivoren (*Canis*) und seine Homologisierung. Bei *Hyaenodon* M<sup>2</sup>/M<sub>3</sub>, bei *Oxyaena* M<sup>1</sup>/M<sub>2</sub> und bei *Canis* P<sup>4</sup>/M<sub>1</sub>. Jeweils rechte Ober- und Unterkieferhälfte dargestellt.



Abb. 14. Das Spitzhörnchen (*Tupaia glis*)  
Südostasiens als typischer Vertreter der  
Scandentia. Habituell mit „Ur“-Primaten  
vergleichbar.

jedoch in vieler Hinsicht als Modell für deren Ahnenformen gelten. ROMER klassifiziert sie zusammen mit ausgestorbenen primitiven Säugern als Angehörige der Prot-eutheria innerhalb der Insectivoren. Andrerseits ist eine Abtrennung von den Rüsselspringern nicht nur auf Grund der völlig verschiedenen Anpassungsrichtungen notwendig. Die Rüsselspringer bilden eine eigene Säugetiergruppe, die als Macroscelidea von den Scandentia und den Insectivora (= Lipotyphla) abzutrennen ist, wofür auch verbreitungsgeschichtliche Aspekte sprechen. Die Rüsselspringer sind eine rein afrikanische Gruppe, während die Spitzhörnchen ihren Ursprung auf der nördlichen Hemisphäre genommen haben. Die Gemeinsamkeiten von Rüsselspringern und Spitzhörnchen, die zu ihrer Vereinigung als Menotyphla geführt haben, sind im wesentlichen durch das annähernd gleiche Evolutionsniveau (Betonung der visuellen Sinnesorgane) gegeben.

In Zusammenhang damit sind aber auch die Riesengleiter (Dermoptera) zu diskutieren, da diese durch die Ausbildung zahlreicher morphologisch-anatomischer Besonderheiten (z. B. Flughaut, Kammgeiß) gekennzeichneten Säugetiere neuerdings durch VAN VALEN und auch durch ROMER als Angehörige der Insectivora klassifiziert werden. Bei Abtrennung der Tupaioidea (Scandentia) und der Macroscelidea als eigene Ordnungen erscheint eine solche auch für die Dermoptera gerechtfertigt. Wesentlich sind nicht die gemeinsamen Primitivmerkmale mit den Insectivoren, sondern die spezielle und nur ihnen eigene Merkmalskombination (z. B. Vordergeiß, Flughaut).

Die Gliederung der Raubtiere (Carnivora) in zwei Unterordnungen (Fissi- und Pinnipedia) wird neuerdings verschiedentlich nicht mehr aufrechterhalten, indem die Robben als Angehörige der Arctoidea und damit als Fissipedia klassifiziert werden. Dies ist vom Standpunkt der Serodiagnostik verständlich, wonach weitgehende Übereinstimmungen bzw. Affinitäten mit den Arctoidea vorhanden sind. Angesichts der tiefgreifenden, in Zusammenhang mit dem Wasserleben stehenden, morphologischen Differenzen gegenüber den Landraubtieren erscheint jedoch die taxonomische Abtrennung als eigene Unterordnung Pinnipedia durchaus gerechtfertigt und notwendig. Allerdings ist fraglich, ob die Pinnipedia tatsächlich eine stammesgeschichtliche Einheit bilden.

Weitere Fragen ergeben sich durch die in jüngster Zeit erfolgte Zuordnung der ausgestorbenen Tillodontia zu den Urhuftieren (Condylarthra), der jedoch auf Grund der diesem Stamm eigenen Merkmalskombination hier nicht gefolgt wird. Auch die Zusammenfassung der alttertiären Huftiergruppen Pantodonta und Dinocerata als „Amblypoda“ und deren Vereinigung mit den „Subungulaten“ (Sirenia, Rüsseltiere und Schliefer) durch G. G. SIMPSON als Paenungulata entspricht nach meiner Meinung nicht den verwandtschaftlichen Beziehungen. Die vorwiegend neuweltlichen „Amblypoden“ sind im Gegensatz zu den „Subungulaten“, die zweifellos altweltlichen Ursprungs sind, wohl keine einheitliche Gruppe, doch lässt sich über ihre systematische Gliederung ebenso diskutieren wie etwa über die erst kürzlich durch SIMPSON vorgenommene Abtrennung der südamerikanischen Trigonostylopoidea als eigene Ord-

nung von den Astrapotherien, einer gleichfalls ausgestorbenen Huftiergruppe Südamerikas. Die gleichfalls neotropischen Notoungulaten bilden kein taxonomisches Problem, sondern ein verbreitungsgeschichtliches, da die Zugehörigkeit der holarktischen Gattungen *Palaeostylops* und *Arctostylops* zu den Notoungulaten durchaus nicht gesichert ist.

Geklärt werden konnte die bisher nicht gesicherte Zuordnung der alttertiären Barytheria Afrikas zu den Proboscidea durch neue vollständigere Fossilfunde aus Libyen. Diese Säugetiere sind zweifellos als Angehörige der Rüsseltiere zu bezeichnen und stehen der Wurzelgruppe der Dinothereien nahe. Die meist als Stammgruppe der Proboscidea angesehenen Moeritherien aus dem Alttertiär Afrikas werden neuerdings als Angehörige einer eigenen Ordnung bewertet und verschiedentlich mit den Sirenen in Zusammenhang gebracht, eine Auffassung, der ich mich jedoch auf Grund gemeinsamer Merkmale der Moeritherien mit den Proboscidea und ihrer von den Sirenen abweichenden Spezialisierung nicht anschließen kann.

Demgegenüber hat sich die Abtrennung der ausgestorbenen Desmostylia des nördlichen Pazifiks von den Sirenen als eigene Ordnung durch REINHART durch seitliche vollständige Skelettreste bestätigt. Sie zeigen, daß es keine Sirenen waren, sondern vierbeinige, im Küstenbereich des nördlichen Pazifik amphibisch lebende Säugetiere. Ökologisch lassen sie sich am ehesten mit Walrossen vergleichen.

Ein weiteres Problem bildet immer noch die Frage nach den verwandschaftlichen Beziehungen der Xenarthra und der Pholidota. War eine gemeinsame Stammgruppe vorhanden, oder sind die Xenarthra in der Neotropis, die Pholidota in der Holarktis unabhängig voneinander entstanden? Die meist als Stammgruppe der Xenarthren angesehenen Palaeanodonten des nordamerikanischen Alttertiärs sind jedenfalls mit diesen nicht näher verwandt, sondern nach EMRY eher primitive Pholidota. Auch die Herkunft der Erdferkel (Tubulidentata) konnte bis heute noch nicht endgültig geklärt werden, da entsprechende Fossilfunde fehlen.

Damit sind die wichtigsten Probleme der Großgliederung aufgezeigt und die Basis für die im folgenden verwendete taxonomische Gliederung geschaffen. Auf die weitere Problematik, wie etwa die taxonomische Stellung einzelner Arten und Gattungen im System (z. B. *Panthera atrox*, Bambusbär und *Mydaus*), wird im Hauptteil zurückgekommen.

## 1.6. Die Paläogeographie und ihre Bedeutung für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere

### 1.6.1. Allgemeines

Wie bereits oben erwähnt, reichen weder die gegenwärtige geographische Situation noch die derzeitigen ökologischen Gegebenheiten aus, um die heutige Verbreitung der Säugetiere hinreichend zu erklären. Es müssen daher die einstigen geographischen Verhältnisse entscheidend mitgewirkt haben. Es ist der Arbeitsbereich der Paläogeographie, die sich mit der Rekonstruktion der geographischen Verhältnisse der Vorzeit und damit nicht nur mit der Verteilung von Land und Meer, von Gebirgen, Seen und Flüssen usw. (Paläogeographie i. e. S.) befaßt, sondern auch mit dem einstigen Klima (Paläoklimatologie) und — wie bereits im einleitenden Hauptkapitel erwähnt — mit der einstigen Verbreitung der Tiere und Pflanzen (Paläobiogeographie). Sämtlichen Teilgebieten kommt für die Beurteilung und Lösung biogeographischer Probleme entscheidende Bedeutung zu. Dieses Kapitel ist der Paläogeographie

(i. e. S.) und der Paläoklimatologie gewidmet, die übrigens mehr oder weniger untrennbar miteinander verbunden sind. Die Paläobiogeographie der Säugetiere ist in dem Kapitel über die vorzeitlichen Säugetierfaunen der einzelnen Kontinente in chronologischer Folge als Faunengeschichte dargestellt.

Auch für die Paläogeographie ist die möglichst genaue Altersdatierung eine der wichtigsten Voraussetzungen, da sowohl die topographische Situation als auch das Klima während der Erdgeschichte einem ständigen Wechsel unterworfen waren. Auf die sich aus faziell bedingten Unterschieden ergebenden Schwierigkeiten bei der Parallelisierung von Ablagerungen (z. B. marine → limnische → terrestrische) wurde bereits oben hingewiesen.

Bevor jedoch auf die präquartäre Paläogeographie und damit auf das Problem Konstanz der Ozeane oder Kontinentalverschiebungen eingegangen sei, erscheint eine Erörterung der pleistozänen Kaltzeiten und ihrer Bedeutung für die Ausbreitung und Evolution von Land- und Meeressäugetieren wesentlich.

### 1.6.2. Eiszeiten und Landbrücken

Im Pleistozän, der geologisch jüngsten Eiszeit, kam es zu einem mehrfachen Wechsel von Kalt- (Glazial-) und Warm- (Interglazial-) Zeiten. Weite Gebiete der nördlichen Hemisphäre waren während der Kaltzeiten von mächtigen Inlandeisschilden bedeckt, die besonders im östlichen Nordamerika und in Europa beträchtliche Ausmaße erreichten, während weite Teile Sibiriens und auch Alaskas eisfrei waren (Abb. 15 bis 17). Im östlichen Nordamerika reichte der Eisschild zeitweise bis weit über die großen



Abb. 15. Die Vergletscherung Europas während der pleistozänen Kaltzeiten. — — — = maximale Vereisung (Riß- oder Saale-Glazial), . . . . . = letzte Vereisung (Würm- oder Weichsel-Glazial).

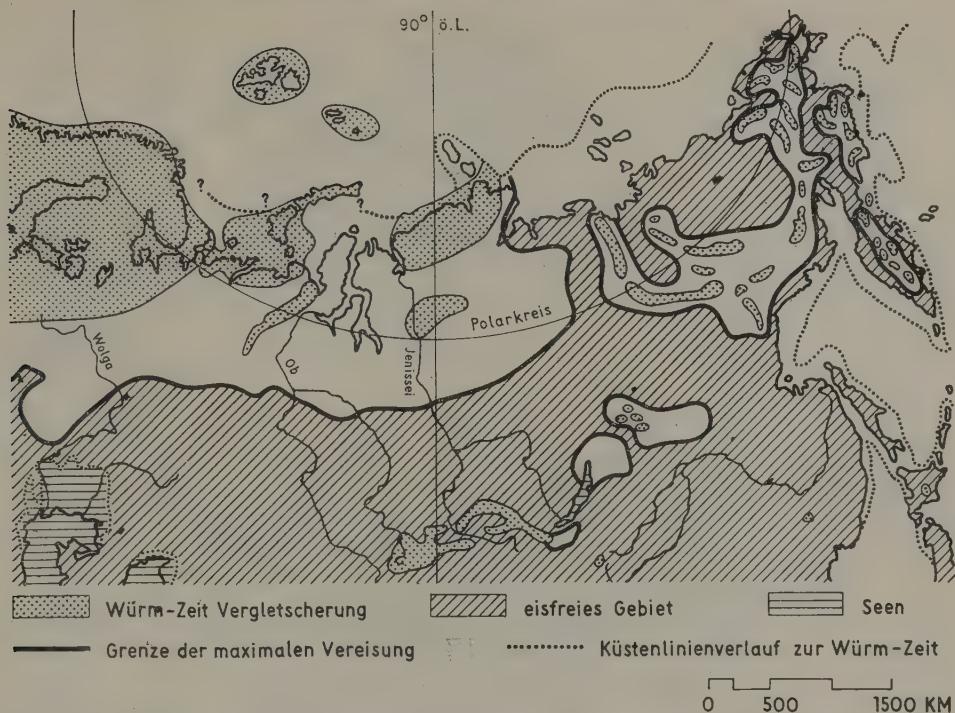


Abb. 16. Die Vereisung des nördlichen Eurasiens während der Eiszeit (Pleistozän). Nach FRENZEL, 1960, vereinfacht umgezeichnet.

Seen nach Süden, in Europa verlief die Südgrenze in Südengland, Holland, Nord- und Mitteldeutschland. Von den Alpen reichten die Gletscher bis ins Vorland, und das Gebiet zwischen dem Eisschild im Norden und den Alpen war als Tundren- und Lößsteppenlandschaft ausgebildet. In den eisfreien Gebieten Sibiriens und Alaskas entstand der bis in große Tiefen reichende Frostboden (Permafrost), dessen Verbreitung im östlichen Sibirien nach MELNIKOV südwärts bis zum 60. Breitengrad reicht.

Diese gewaltigen Eisschilde führten zu beträchtlichen Verschiebungen der Klimazonen und damit zur Abdrängung ganzer Faunen und Floren in südliehere Refugialgebiete, so weit dies nicht durch die west-östlich verlaufenden Gebirgsketten in Europa und großen Teilen Asiens bzw. durch das Mittelmeer verhindert wurde. Von diesen Refugialgebieten aus besiedelten Fauna und Flora zu den Warmzeiten nach Zurückweichen des Eises das frei werdende Areal wieder. Es ist verständlich, daß derartige Arealverschiebungen nicht nur die heute disjunkte Verbreitung montaner Formen ermöglichten (z. B. Gemsenartige mit *Rupicapra*, *Naemorhedus*, *Capricornis* und *Oreamnos*; Steinböcke), sondern auch durch die dadurch bedingten Disjunktionen zur Entstehung von Unterarten bzw. Arten führte. Letztere sind zwar von den Vögeln am bekanntesten, doch auch von Säugetieren nachgewiesen (z. B. Desmane, Makaken).

Abgesehen von der wiederholten Verschiebung der Klimazonen und der Waldgrenze führte der Wechsel von Glazial- und Interglazialzeiten zu eustatisch bedingten Meeresspiegelschwankungen. Derartige Meeresspiegelschwankungen beruhen auf der Bindung beträchtlicher Wassermengen in Form von polaren Eiskappen bzw. Inland-

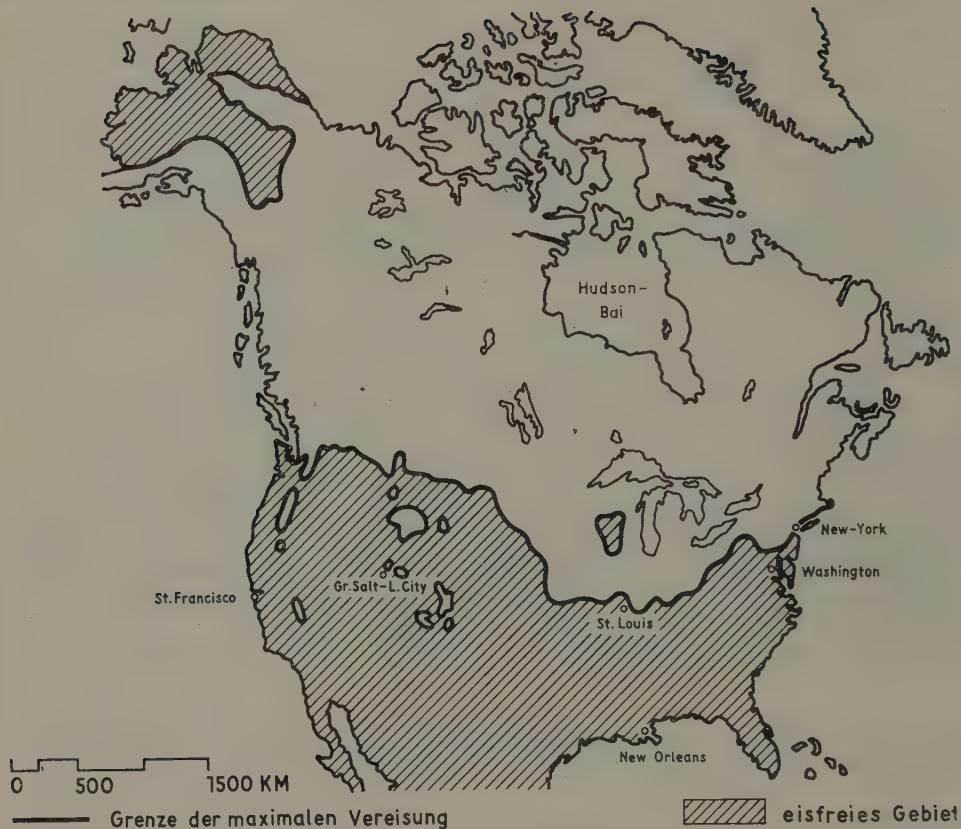


Abb. 17. Die maximale Vergletscherung Nordamerikas zur Eiszeit. Beachte teilweise eisfreies Alaska und Vordringen des Inlandeisschildes nach Süden bis weit über die Großen Seen. Nach WOLDSTEDT, 1965, verändert umgezeichnet.

eisschilden zu Kaltzeiten gegenüber Warmzeiten. Kaltzeiten führen zur Absenkung, Warmzeiten zum Ansteigen des Meeresspiegels. Über das maximale Ausmaß dieser eustatischen Meeresspiegelschwankungen bestehen zwar unterschiedliche Auffassungen, doch ist mit einer Differenz zwischen Tiefst- und Höchststand von nahezu 200 m zu rechnen.

Dies bedeutet, daß zu Kaltzeiten beträchtliche Areale der Kontinentalränder, vor allem der Kontinentalschelf, Landgebiet waren. Heutige Flachmeergebiete, wie etwa die Nordsee, die Sundasee, das Gelbe Meer samt Koreastrasse und die Arafurasee waren zu den pleistozänen Kaltzeiten landfest und ermöglichen auch Landtieren die Besiedlung heutiger Inseln [z. B. England, Sumatra (Sumatra), Kalimantan (Borneo), Djawa (Java), Japan, Neuguinea; Abb. 18 und 19]. Abgesehen davon verbanden zu Kaltzeiten Landbrücken heute getrennte Kontinente (z. B. Beringbrücke zwischen Nordamerika und Ostasien; Abb. 20). Diese Landbrücken ermöglichen zahlreichen Landsäugetieren die Ausbreitung von Ostasien nach Nordamerika und umgekehrt, verhinderten jedoch die direkte Verbreitung von Meeressäugetieren (z. B. Seehunde und Walrosse von der Arktis in den Nordpazifik), wie sie zu den Warmzeiten möglich war und damit auch gegenwärtig stattfinden kann. Auch dieses

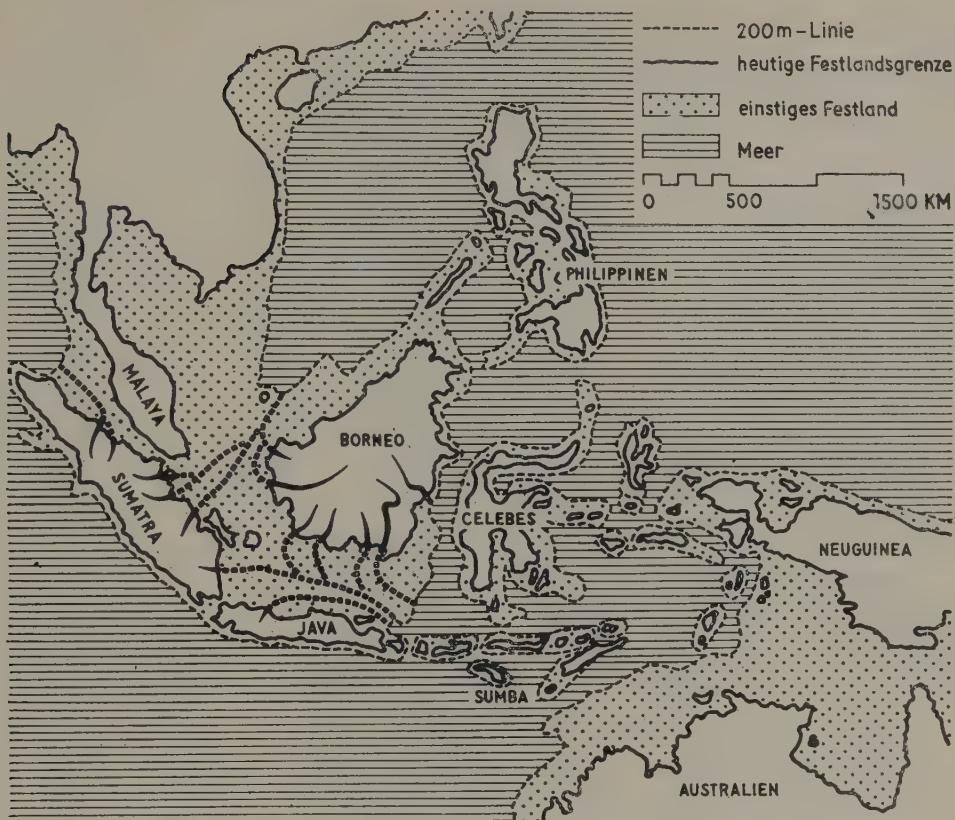


Abb. 18. Die südostasiatische Inselwelt, Neuguinea und Nordaustralien während einer pleistozänen Kaltzeit. Entstehung von Landbrücken durch eustatisch bedingte Meeresspiegelabsenkung. Sumatera, Kalimantan (Borneo) und Djawa als Teil des asiatischen Festlandes, die Torresbrücke als Landverbindung zwischen Neuguinea und Australien. Flußsystem in der Sundasee. HI Malakka (Malaya), Sulawesi (Celebes).

wiederholte Entstehen und Vergehen von Landbrücken hat entscheidend zur Entstehung von Unterarten bzw. Arten unter den Meeressäugern (Robben) beigetragen.

Reichen derartige Landbrücken aus, um das Verbreitungsbild der Säugetiere zu erklären? Nach SIMPSON und SICKENBERG läßt sich die gegenwärtige Verbreitung der Säugetiere durch die oben erwähnten Landbrücken im Quartär, eine bereits im Tertiär existierende Beringbrücke und die seit der ausgehenden Tertiärzeit bestehende Panamabrücke hinreichend deuten. Dazu kommt allerdings eine im Jungtertiär auch für (Ur-)Waldformen gangbare direkte Landverbindung zwischen Nordostafrika und Westasien. Weiters ist zu berücksichtigen, daß die Beringbrücke zur Tertiärzeit zumindest für Formen des warmgemäßigten Klimabereiches und die Panamabrücke im Quartär wenigstens zeitweise auch für Steppenformen passierbar war.

Damit läßt sich die derzeitige disjunkte Verbreitung der Tapire, Cameliden (Kamele in der Alten Welt, Lamas in Südamerika), Traguliden, Rhinocerotiden, Halbaffen (Lorisiden), Affen (Pongiden etc.) und Elefanten (Afrika, Asien) ebenso befriedigend erklären wie etwa jene zahlreicher holarktischer Arten und Gattungen (z. B. *Canis*, *Vulpes*, *Martes*, *Gulo*, *Ursus*, *Cervus*, *Alces*, *Ovis*, *Bison*). Schwieriger wird jedoch

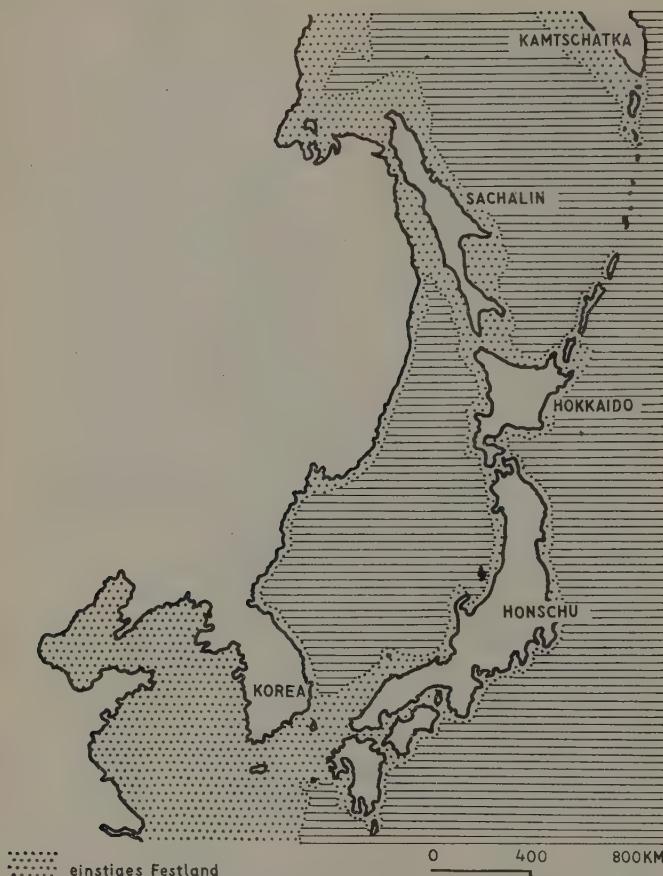


Abb. 19. Japans Inselwelt während pleistozäner Kaltzeiten. Die Tatarskibrücke als Verbindung zwischen Sachalin und dem asiatischen Festland. Punktiert = Flachmeerbereich bis ca. 200 m Tiefe. Nach DE LATTIN, 1967, umgezeichnet.

die Deutung des disjunkten Verbreitungsbildes der Beuteltiere (Neue Welt, australische Region). Der von SIMPSON angenommenen Ausbreitung der Beutler über die Südostasienroute stehen nämlich schwerwiegende Argumente entgegen (Abb. 21).

Die Beuteltiere sind unter den Säugetieren als alte Elemente zu bezeichnen, deren Ausbreitung bereits im jüngeren Mesozoikum begann. Die Besiedlung der Nachbarinseln von Neuguinea (Salomonen im Osten, Ceram, Timor, Sulawesi [= Celebes] im Westen) durch Beuteltiere ist zweifellos erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit erfolgt. Dies und das völlige Fehlen von Beutlern in Asien bzw. auch in Afrika läßt vermuten, daß die Besiedlung der australischen Region durch die Beuteltiere über einen anderen Weg, und zwar über die Antarktis-Route erfolgt sein dürfte. Damit ist jedoch das zentrale Problem der Paläogeographie berührt, nämlich die Frage: Konstanz der Ozeane oder Kontinentalverschiebung. Diese Frage wird im folgenden Kapitel besprochen, in dem auch auf die Verbreitung der Beutler zurückgekommen wird.

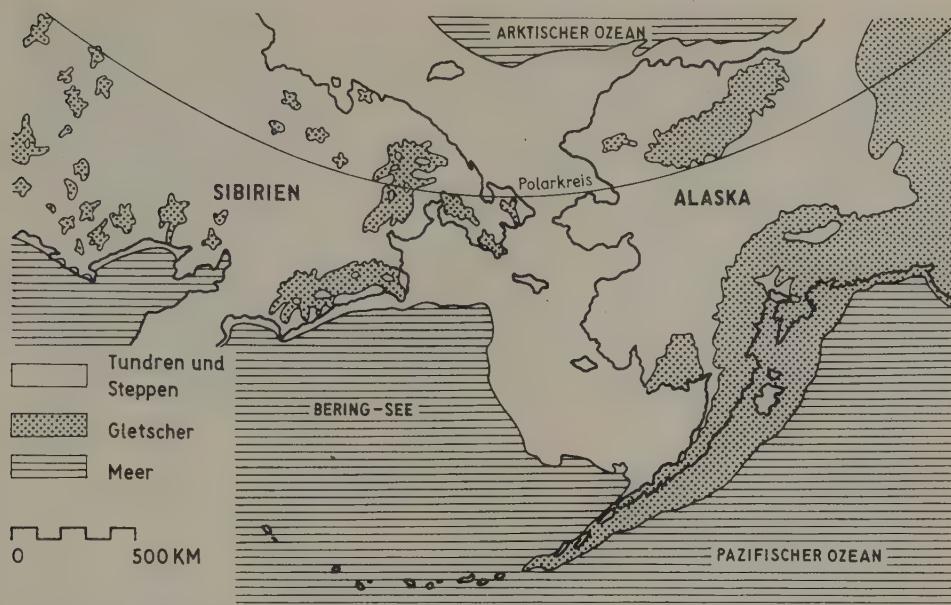


Abb. 20. Die Beringbrücke zur Zeit der letzten pleistozänen Kaltzeit (Wisconsin) als Folge einer eustatisch bedingten Meeresspiegelabsenkung.

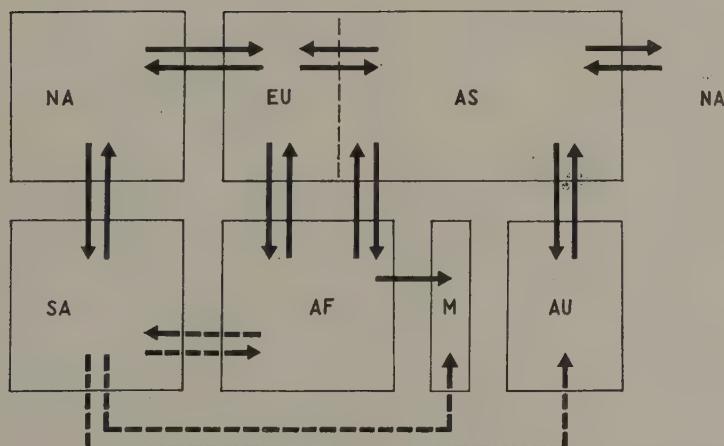


Abb. 21. Der Faunenaustausch zwischen den einzelnen Kontinenten und Madagaskar im Mesozoikum (— →) und im Känozoikum (→). NA — Nordamerika, EU — Europa, AS — Asien, SA — Südamerika, AF — Afrika, M — Madagaskar, AU — Australien.

Eine weitere Folge des Klimawechsels im Pleistozän war die wechselnde Ausdehnung der Urwald- und Savannengebiete, wie sie sich besonders deutlich auf dem afrikanischen Kontinent auswirkte. Aride Zeiten, die — wie jüngste Datierungen gezeigt haben — den Hochständen der Kaltzeiten entsprechen, führten zur Restriktion der Tieflandwälder und zur Ausdehnung der Savannen und Wüstengebiete. Zuletzt war dies zwischen 25000 und 12000 Jahren vor heute der Fall. Eine anschließende feuchtere Phase bewirkte zunächst wieder eine Ausbreitung der Wälder. In Nordafrika kommt es durch eine neuerliche aride Phase seit etwa 4000 Jahren zu einem abermaligen Rückgang der Urwälder und zur Ausdehnung der Savannen und (Halb-)Wüstengebiete. Es ist verständlich, daß derartige Veränderungen nicht nur faunistische Verschiebungen nach sich zogen, sondern auch zur Entstehung sekundärer Urwaldformen (z. B. *Okapia*) führten. Auch die Besiedlung gegenwärtig isolierter Montangebiete läßt sich, ähnlich wie in Eurasien, durch derartige pleistozäne Klimaschwankungen erklären.

### 1.6.3. Kontinentalverschiebung; „sea floor spreading“- und „plate tectonics“-Konzept

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, wird das gegenwärtige Verbreitungsbild der Beuteltiere aus der heutigen Lage der Kontinente, selbst bei Annahme einer einstigen Beringbrücke, nicht verständlich. Dies sowie zahlreiche weitere biogeographische Argumente (z. B. transantarktische Verbreitung zahlreicher Insekten, Süßwasserkrebse und Pflanzen), geomorphologische, geologische und paläontologische Befunde waren schon seinerzeit für WEGENER entscheidende Argumente, seine Kontinentalverschiebungstheorie zu vertreten, nachdem bereits vor ihm verschiedene Autoren, wie Alexander von HUMBOLDT, Antonio SNIDER, C. B. WARRING und F. B. TAYLOR ähnliche Gedanken geäußert hatten. Abgesehen davon, daß letztere ihre Ansichten nicht mit derartigen Befunden untermauern konnten, wurde meist ein katastrophentliches Auseinanderbrechen der Kontinente angenommen. Ausgangspunkt für derartige Überlegungen war fast stets der weitgehend übereinstimmende Küstenlinienverlauf Südamerikas und Afrikas.

Bis vor ungefähr zwei Jahrzehnten wurde jedoch eine Kontinentalverschiebung von den Geophysikern und Geologen fast ausnahmslos abgelehnt. Seither hat ein beachtlicher Umschwung eingesetzt, der — und dies ist sehr wesentlich — von Geophysikern ausgegangen ist. Anlaß zu dieser Entwicklung waren vor allem ozeanographische Untersuchungen und neue geophysikalische bzw. seismische Erkenntnisse und Befunde.

Systematische ozeanographische Untersuchungen durch das Forschungsschiff „Glomar Challenger“, von den USA seit 1968 im Rahmen des Joides-Programmes (Joint Oceanographic Institutions for Deep Earth Sampling) betrieben, haben zum Nachweis von mittelozeanischen Rücken in sämtlichen Weltmeeren (Atlantik, Pazifik, Indik, Arktischer Ozean) geführt, nachdem bereits vor einigen Jahrzehnten der mittelatlantische Rücken durch das deutsche Forschungsschiff „Meteor“ als submarines Gebirge nachgewiesen worden war. Für sämtliche mittelozeanische Rücken ist ein zentraler Graben („rift-valley“) charakteristisch. Die Rücken selbst bilden ein weltumspannendes System, das durch aktive Bebenaktivität und durch abweichende Laufzeitgeschwindigkeiten seismischer Wellen gekennzeichnet ist. Die seismische Aktivität, der hohe Wärmefluß und die im Vergleich zum übrigen Ozeanboden geringere Schwere weisen darauf hin, daß unter den mittelozeanischen Rücken Material aus dem Erdmantel aufsteigt, diese Rücken daher riesige Dehnungsfugen der Erd-

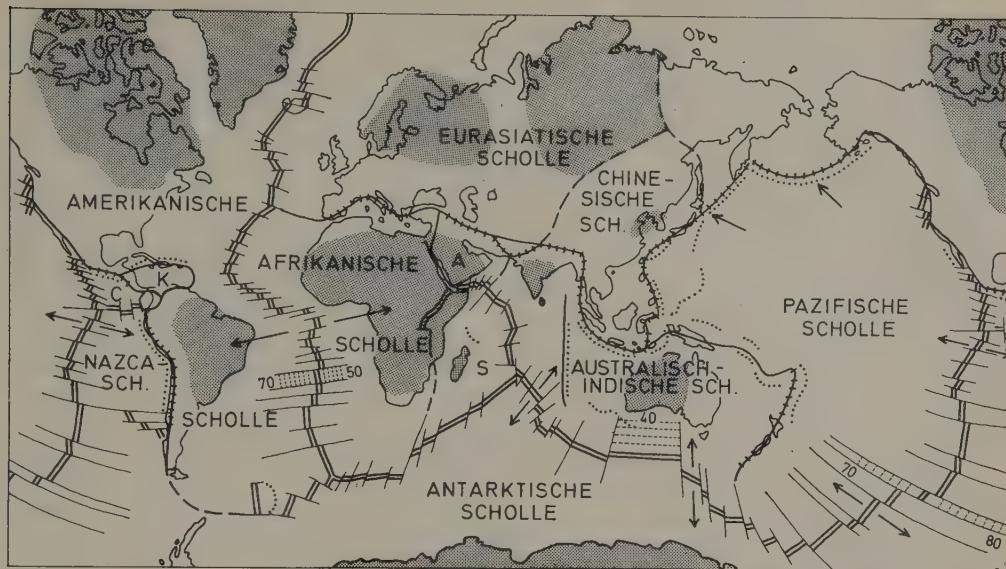


Abb. 22. „Sea-floor spreading“- und Plattentektonik-Konzept. Die mittelozeanischen Rücken (—) als Dehnungszenen, Tiefseegräben (.....) und Gebirgsketten (+++) als Verschlukkungs- bzw. Einengungszenen. Gliederung der Lithosphäre in Großschollen (Schema): A – arabische Scholle, C – Cocos-Scholle, K – Karibische Scholle, S – somalische Scholle. — Blattverschiebungen, Brüche; → Bewegungsrichtung der Schollen, Zahlen: Jahrmillionen. Alte präkambrische Kerne gerastert.

kruste bilden (Abb. 22). Diese Feststellungen werden durch die im Bereich der mittelozeanischen Rücken gemessenen, magnetischen Anomalien wesentlich gestützt (s. u.). Alle diese Argumente haben zu dem von HESS im Jahre 1960 formulierten und von DIETZ 1961 erstmals veröffentlichten „sea-floor spreading“-Konzept geführt, das am besten mit Ozeanbodenverbreiterung übersetzt werden kann. Damit ist indirekt eine **Kontinentalverschiebung** nachgewiesen, da das Wachstum des Meeresbodens zugleich ein Auseinandersetzen der spezifisch leichteren Kontinentalschollen durch den schwereren basaltischen Ozeanboden bedeutet. Dazu liefern die mit dem Forschungsschiff „Glomar Challenger“ von den USA planmäßig durchgeführten Tiefseebohrungen eine ganz wesentliche Stütze. Diese Tiefseebohrungen zeigen nämlich, daß die heutigen Ozeane relativ jung sind. Die bisher ältesten Sedimente lassen sich mit Hilfe von Fossilien als Ober-Jura datieren. Große Teile der Ozeanböden sind erst seit der Kreidezeit entstanden. Die jetzigen Ozeane haben sich somit erst im Laufe des Jura bzw. der Kreidezeit zu bilden begonnen. So bedeutsam diese Erkenntnisse auch sind, so unerfreulich sind sie im Hinblick auf die präjurassische Geschichte der Ozeane und Kontinente, da diese mit ozeanographischen Methoden nicht rekonstruierbar ist. Das vorjurassische Geschehen ist nur mit Hilfe der einst üblichen geologisch-paläontologischen Befunde an Gesteinen der Kontinente feststellbar. Die Kontinente bilden nämlich den wesentlich älteren Anteil der Erdkruste, wie etwa die sog. alten Kerne, die präkambrischen Schilder (z.B. kanadischer, brasiliischer und Guyana-Schild in der Neuen Welt, Fennosarmatia und Angaria in Eurasien) beweisen.

In diesem Rahmen ist die paläogeographische Entwicklung der Kontinente entsprechend der Entstehung der Säugetiere erst seit der Triaszeit wesentlich. Die

Kontinente weisen in ihren alten präkambrischen Kernen ein Alter bis zu mehreren Milliarden Jahren auf. An diese präkambrischen Kerne wurden im Laufe der Erdgeschichte jeweils jüngere Anteile durch Gebirgsbildungen angefügt, die gleichfalls auf ein „sea-floor spreading“ der einstigen Ur-Ozeane (z. B. Proto-Pazifik, Proto-Atlantik) zurückzuführen sind. Dadurch entstand beispielsweise aus dem einstigen Ur-Europa (russische Tafel und baltischer Schild = Fennosarmatia) durch das Anfügen von Paläo-, Meso- und Neo-Europa der europäische Kontinent in seiner heutigen Ausdehnung. Gleiches gilt auch für Nordamerika, wo der kanadische Schild den alten Kern bildet, die Appalachen und die Rocky Mountains die jeweils jüngeren Anteile.

Soll dieses „ocean-floor spreading“ nicht mit einer — in diesem Ausmaß bisher von den Geophysikern stets abgelehnten — Expansion der Erde verbunden gewesen sein, so muß der Ozeanboden auch wieder verschwinden. Dies ist nun tatsächlich im Bereich der heutigen Tiefseegräben der Fall, die am Rande von Kontinenten (z. B. Peru-Chile- und Costa Rica-Tiefseegraben), von Inselbögen (z. B. Philippinen-, Marianen- und Aléutengraben, Timorrinne) oder in den Ozeanen selbst (z. B. Tonga-Kermadec-Graben) auftreten. Diese Befunde und die sog. Benioff-Zonen, in deren Bereich die Bebenherde von 30 bis etwa 700 km schräg in die Tiefe in den Erdmantel absinken, haben in den letzten Jahren zum „plate tectonics“-Konzept von McKENZIE & PARKER geführt, das heute von den meisten Geophysikern und Geologen anerkannt wird. Die Benioff-Zonen, wie sie etwa im Bereich der erwähnten Tiefseegräben nachgewiesen sind, lassen sich durch schräg absinkende Ozeanplatten unter Kontinental- oder andere Ozeanschollen erklären. In der Tiefe werden diese Ozeanplatten wieder eingeschmolzen und stehen damit für den Materialkreislauf neuerlich zur Verfügung. Ozeanplatten sind spezifisch schwerer als kontinentale Platten, denen ein Absinken in den Erdmantel nicht möglich ist. Die absinkenden Ozeanplatten werden verschiedentlich als eigentliche Ursache für die Meeresbodenverbreiterung angesehen, wofür u. a. auch Zerrungsspalten im Bereich der zentralen Rückenzone sprechen.

Das Konzept der Plattentektonik besagt, daß die Lithosphäre (Erdkruste) aus verschiedenen Platten bzw. Schollen besteht, die sowohl Kontinente als auch Ozeanböden umfassen können. Gegenseitige Verschiebungen solcher Platten haben nicht nur zu den Tiefseegräben und zur Entstehung von Inselbögen geführt, sondern auch zu Gebirgsbildungen, von denen die erdgeschichtlich letzte, die alpidische, zu den heutigen Hochgebirgsketten geführt hat. Ähnlichen Schollenbewegungen verdanken auch die älteren Gebirgsbildungen, wie die variszische, kaledonische und assyntische, ihre Entstehung. Über die eigentlichen Ursachen des „sea-floor spreading“ besteht zwar keine Einhelligkeit, doch dürften Konvektionsströmungen im Erdmantel entscheidend mitwirken, sofern nicht — wie bereits erwähnt — die an Tiefseegräben absinkenden Ozeanplatten als der eigentliche „Motor“ anzusehen sind. Bemerkenswert ist, daß nicht nur die einzelnen Schollen driften und dabei Rotationsbewegungen vollführen, sondern auch, daß die mittelozeanischen Rücken durch zahlreiche Blattverschiebungen (sog. „transform faults“), also horizontale Verschiebungssysteme, die senkrecht zu den Rücken verlaufen, versetzt werden.

Diese „transform faults“ konnten vor allem durch die zahlreichen Umpolungen des geomagnetischen Feldes nachgewiesen werden, die heute durch den remanenten Gesteinsmagnetismus in streifenförmiger Anordnung zweiseitig symmetrisch zur Medianachse der mittelozeanischen Rücken registriert werden können. Diese durch Magnetometer nachgewiesenen Streifen auf dem Ozeanboden zeigen den Wechsel von Gesteinen mit normalem und reversem Magnetismus. Sie lassen sich von Schiffen oder auch von Flugzeugen aus durch Protonenmagnetometer registrieren und durch Bodenproben überdies altersmäßig datieren. Abgesehen von einer absoluten Datierung, wie sie für die geologisch jüngsten magnetischen Epochen durchgeführt wurde,

lassen sich diese magnetischen Zonen mit den überlagernden Meeresbodensedimenten in Beziehung setzen und dadurch relativ datieren. Auf diese Weise konnten die magnetischen Epochen auf dem Meeresboden bis in die Jurazeit zurückverfolgt werden.

Der Nachweis dieser magnetischen Muster wurde durch den fossilen oder remanenten Magnetismus möglich. Der Nachweis von wiederholten Umpolungen des geomagnetischen Feldes ist zwar keineswegs neu. Sie wurden bereits vor Jahren an verschiedenen Lavadecken auf Island festgestellt, doch haben erst ozeanographische Untersuchungen zum weltweiten Nachweis und damit zu den obigen Erkenntnissen geführt. Mit Hilfe dieser magnetischen Epochen sind nunmehr exakte Daten über die Ausdehnungsraten der Ozeane möglich geworden. Sie lagen bzw. liegen derzeit zwischen 2 und 16 cm pro Jahr und Rücken. Die größten Werte wurden für den Indik, die geringsten für den Atlantik festgestellt, doch waren auch die Expansions-

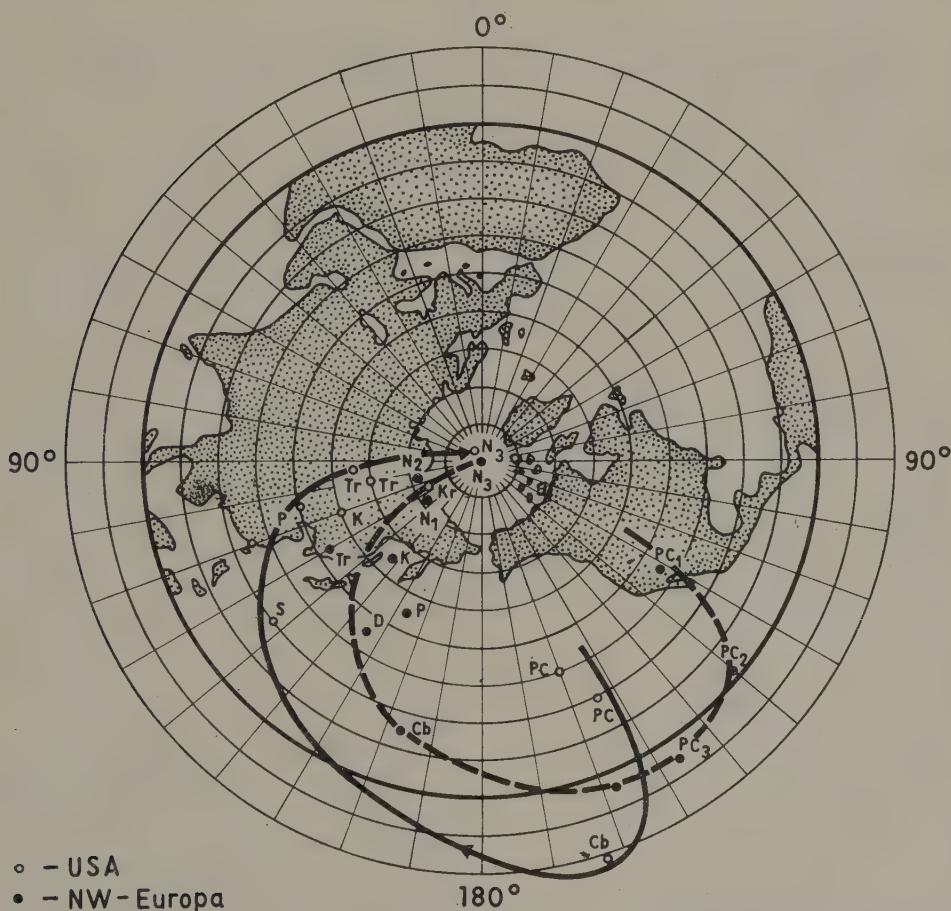


Abb. 23. „Wanderung“ des magnetischen Nordpols im Laufe der Erdgeschichte nach paläomagnetischen Meßdaten. — Route nach Messungen in Nordamerika, - - - Route nach Messungen in Europa. Pc — Proterozoikum, Cb — Kambrium, S — Ordovizium und Silur, D — Devon, K — Karbon, P — Perm, Tr — Trias, Kr — Kreide, N<sub>1</sub> — Eozän, N<sub>2</sub> — Oligozän, N<sub>3</sub> — Jung-Tertiär und Quartär. Nach SCHWARZBACH 1961.

raten für den Pazifischen Ozean mit etwa 8 cm/Jahr beachtlich. Weiters ist zu berücksichtigen, daß die Ausdehnungsrate der einzelnen Ozeane keineswegs konstant war. Diskutiert wird, ob dieses „sea-floor spreading“ kontinuierlich erfolgt oder episodisch.

Die dadurch dokumentierte Kontinentalverschiebung wird auch durch die „Polwanderungen“ bestätigt. Die für die einzelnen Kontinente durch den Paläomagnetismus rekonstruierten „Polwanderwege“ weichen voneinander ab (Abb. 23). Dies bedeutet, daß — unter der Voraussetzung, das geomagnetische Feld war immer ein geozentrisches, mehr oder weniger parallel zur Rotationsachse der Erde angeordnetes Dipolfeld — die Lage der Kontinente zueinander in der Vorzeit nicht konstant war. Derartige „Polwanderungen“ werden meist durch eine Verschiebung der Erdkruste vorgetäuscht. Verändert man nämlich die Lage der Kontinente in ihre einstige vermutliche Ausgangsposition, wie sie für die Zeit vor der Entstehung der heutigen Ozeane anzunehmen ist, so fallen die Polwanderkurven praktisch zusammen. Man kann daher auch die „Polwanderungen“ als Hinweise für die Kontinentalverschiebung gelten lassen.

Zu diesen — an sich bereits ausreichenden — Befunden kommt jedoch noch eine Fülle weiterer Ergebnisse, die nur durch eine Kontinentalverschiebung erklärt werden können und auf die im folgenden — soweit notwendig — hingewiesen sei.

Zum Verständnis der paläogeographischen Situation in der Triaszeit sei von der relativ gut bekannten Paläogeographie im Jung-Paläozoikum ausgegangen. Damals waren die einzelnen Kontinente zur Pangaea, die fälschlich als Ur-Kontinent bezeichnet wird, vereint. Ausgedehnte jungpaläozoische Vereisungsspuren (Gletschermoränen in Form von Tilliten, Gletscherschliffe, gekritzte Geschiebe und verschiedentlich auch einstige Bändertone, sog. Warvite) in Südafrika, Vorderindien und Australien waren bereits im vorigen Jahrhundert bekannt. Sie konnten seither auch in Südamerika, Madagaskar und jüngst auch in der Antarktis festgestellt werden. Wenngleich sich nicht alle vermeintlichen Tillite als Anzeichen einer direkten Vergletscherung erwiesen, sondern nur als marine Ablagerungen mit eistransportierten Komponenten (sog. Diamiktite), so besteht kein Zweifel darüber, daß große Teile der heutigen Südkontinente im Jung-Paläozoikum von ausgedehnten Inlandeismassen bedeckt waren. Ihre Verbreitung wird nur durch einen einheitlichen Südkontinent verständlich.

Zu diesen paläoklimatologischen Befunden kommen vor allem pflanzen- und tiergeographische Argumente. So konnte die sog. *Glossopteris*-Flora bisher nur von den heutigen Südkontinenten, von Anatolien und von Vorderindien nachgewiesen werden, während für Europa und Teile des östlichen Nordamerikas die euramerische, für Sibirien die Angara- und für Südostasien und Teile des pazifischen Nordamerika nach PLUMSTEAD die *Cathaysia*-Flora kennzeichnend war. Diese paläobotanischen Befunde, die Vereisungsspuren und Gemeinsamkeiten im geologischen Bau der heutigen Südkontinente (einschließlich Vorderindien) und der übereinstimmende Verlauf der Ostküste Südamerias und der Westküste Afrikas führten bereits WEGENER im Jahre 1912 zur Annahme eines einstigen Südkontinentes im Jungpaläozoikum, den er in Übereinstimmung mit dem Wiener Geologen E. SUÈSS als Gondwanakontinent bezeichnete. SUÈSS nahm allerdings Landbrücken zwischen den einzelnen Kontinenten an, die heute versunken seien. Das Vorkommen des Therapsiden *Lystrosaurus* und labyrinthodonter Amphibien aus der älteren Trias der Antarktis läßt sich nach COLBERT nur durch einen direkten landfesten Kontakt mit Südafrika erklären. Auch der Nachweis von *Mesosaurus* aus dem älteren Perm Südafrikas und Südamerikas (Brasilien) wird erst durch einen näheren Kontakt beider Kontinente verständlich.

Auch hier haben ozeanographische Untersuchungen wesentlich zur Festigung dieser Auffassung beigetragen, indem sie — abgesehen vom Alter des Ozeanbodens und damit zum Zeitpunkt der Trennung der einzelnen Gondwanaschollen — vor allem

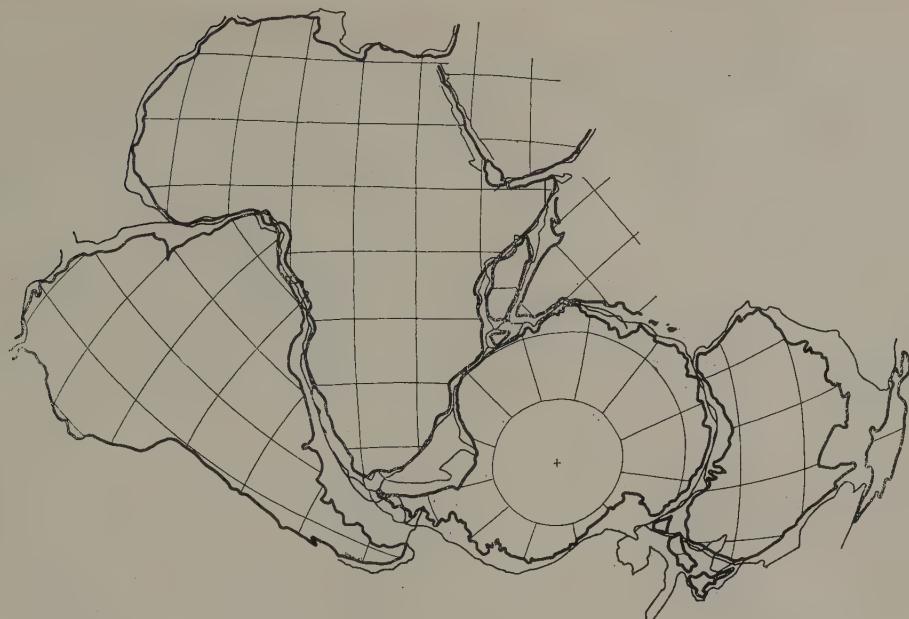


Abb. 24. Lage der Südkontinente und Vorderindiens zur Permo-Triaszeit. Rekonstruktion nach Paßform der Kontinentalsockelränder. Lagebeziehungen von Madagaskar und des antarkto-australischen Kontinentes zu Afro-Amerika nicht gesichert. Kontinente zur Trias-Zeit nicht vergletschert. Nach SMITH & HALLAM 1970.

Daten über den Verlauf des Kontinentalsockels der einzelnen Erdteile und damit weitgehend sichere Angaben über die einstige Lagebeziehung der Gondwanaschollen lieferten. So zeigt der Verlauf des Kontinentalsockels von Südamerika und Afrika an der 500-Fadenlinie eine noch bessere Übereinstimmung als die gegenwärtige Küstenlinie. Diese Paßform betrifft jedoch nicht nur Südamerikas Ost- und Afrikas Westküste, sondern auch Nordamerika und Europa bzw. Nordwestafrika sowie die Ostantarktis und Südaustralien (Abb. 24). Allerdings ist weder die einstige Position von Madagaskar und Vorderindien innerhalb dieses Südkontinentes, noch jene des antarkto-australischen Kontinentes zum übrigen Gondwanakontinent völlig exakt gesichert. Hier gehen die Ansichten der verschiedenen Fachwissenschaftler noch auseinander.

Immerhin ist auch durch die Paßform der Kontinentalsockelränder der einstige direkte Zusammenhang Nordamerikas mit Europa bzw. Westafrika belegt, der übrigens durch den übereinstimmenden geologischen Bau und seiner Strukturen auf beiden Seiten des Nordatlantik bestätigt wird. Der damalige Nordkontinent (Laurasia) bildete mit dem Gondwanakontinent (Gondwana) einen einheitlichen „Ur“-Kontinent (Pangaea). Von einem Urkontinent kann jedoch nicht gesprochen werden, da im Prökambrium bzw. Alt-Paläozoikum mehrere Kontinente existierten, die erst im Zusammenhang mit der variszischen Gebirgsbildung im Jung-Paläozoikum zur Pangaea vereint wurden.

Die erwähnten jungpaläozoischen Florenbereiche erklären sich aus der paläogeographischen Situation und den in Zusammenhang mit der Vereisung Gondwanas ausgeprägten Klimazonen. Die euramerische und die Cathaysia-Flora entsprechen

der damaligen äquatorialen Zone, die Angara-Flora der nördlichen gemäßigt, die *Glossopteris*-Flora der südlichen gemäßigt Klimazone.

Auch für die Triaszeit ist die Existenz der Pangaea anzunehmen, doch fehlen aus dieser Zeit Spuren einer Vereisung. Die Trias war — wie fast das ganze Mesozoikum — eine akryogene Periode, in der Eiskappen im Polbereich fehlten. Dies hängt mit der Lage der Pole zusammen, die damals beide im offenen Ozean lagen, wodurch eine mächtige Eiskappengbildung nicht möglich war. Große Teile Europas lagen damals in der tropischen Zone.

Die weite Verbreitung verschiedener säugetierähnlicher Reptilien (z. B. *Lystrosaurus* in Südafrika, Südamerika, Indien, China und auf der Antarktis; *Tritylodon* in Südafrika [*Tritylodon*], Europa [*Oligokyphus*], Ostasien [*Bienotherium*] und Nordamerika [gen. indet.]) und primitiver Säugetiere in Europa (*Morganucodon*), Südafrika (*Morganucodon*, *Megazostrodon*) und Eurasien (*Sinoconodon*) erklärt sich aus dem damals einheitlichen Kontinent (Pangaea), der eine Ausbreitung dieser Landwirbeltiere ermöglichte.

#### 1.6.4. Zur Geschichte der heutigen Ozeane und Kontinente

Während des Jura begann sich der zentrale Atlantik zu bilden und damit die Trennung von Nordamerika und Europa-Afrika anzubahnen. Der Nordatlantik entstand erst im Alttertiär. Wie die Übereinstimmung der Landsäugetierfaunen Nordamerikas und Europas im ältesten Tertiär erkennen lässt, existierte noch bis in das Alt-Eozän eine direkte Landverbindung (De-Geer-Route) zwischen Nordamerika und Europa über Ellesmere Island, Grönland und Spitzbergen. Erst im Mittel-Eozän war diese Verbindung unterbrochen und der Nordatlantik als Meeresstraße ausgebildet. Island entstand erst im Miozän vor etwa 20 Millionen Jahren. Für die Existenz einer Thule-Landbrücke von Grönland über Island und die Färöer-Inseln nach Schottland im Jungtertiär, wie sie in jüngster Zeit von STRAUCH wieder angenommen wird, liegen keine sicheren Belege vor. Es war lediglich eine submarine Schwelle vorhanden.

Aber auch für die Geschichte des Mittelmeeres haben ozeanographische Untersuchungen wesentliche und überraschende Erkenntnisse beigesteuert. Das heutige Mittelmeer, meist als Rest der einstigen Tethys angesehen, hat eine wechselhafte Geschichte hinter sich. Zur Triaszeit erstreckte sich in seinem Bereich die alpine Geosynklinalie als Flachmeer mit ausgedehnten Riffkomplexen und Lagunen. Der Westrand lag im Bereich des heutigen Südwesteuropas, gegen Osten erstreckte sich die Tethys einerseits längs des Südrandes des Nordkontinentes bis nach Japan bzw. in den Bereich des pazifischen Nordamerika (z. B. Kalifornien, Nevada), anderseits am Nordrand des Gondwanakontinentes bis nach Neukaledonien und Neuseeland. Zur Jurazeit öffnete sich die westliche Tethys über Nordwestafrika bis zum nördlichen Südamerika und in den Karibischen Raum. Zur Kreidezeit erweiterte sich der Zentrale Atlantik, so daß die Karibik und der mediterrane Raum zur Ober-Kreide zwei getrennte Faunenprovinzen bildeten. Zeitweise überfluteten marine Transgressionen Teile Nordafrikas, die Verbindung des „Mittelmeeres“ mit der östlichen Tethys, dem Indik, verlief jedoch nördlich der Arabischen Halbinsel. Das Rote Meer existierte damals noch nicht. Erst im beginnenden Jungtertiär wurde die Verbindung mit dem Indischen Ozean unterbrochen, im jüngsten Miozän kam es sogar zu einer Abschnürung des Mittelmeeres vom Atlantik und damit verbreitete zur Bildung von Gips- und Salzlagerstätten. Erst mit der Transgression im Pliozän (Piacentiano-Astiano) war das Mittelmeer wieder mit dem Atlantik verbunden. Der östliche Teil war vorübergehend mit dem Indischen Ozean über das nunmehr entstandene Rote

Meer in Verbindung. Aber nicht nur die wechselnden Land- und Meeresverbindungen im Bereich des Mittelmeeres sind für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere von Bedeutung (Landbrücke im Jungtertiär von Afrika nach Asien, Landverbindung im jüngsten Miozän zwischen Nordwestafrika und der Iberischen Halbinsel), sondern auch etwa der Nachweis, daß Korsika und Sardinien ihre heutige Position erst im jüngeren Alttertiär durch eine Drehung gegen den Uhrzeigersinn erfahren haben. Sie waren vorher mit Frankreich bzw. dem Festlandssockel der Balearen verbunden gewesen. Eine für das Verbreitungsbild mancher Säugetiere dieser beiden Inseln wesentliche Feststellung.

Der Südatlantik begann während der Kreidezeit vom Süden her aufzureißen. Noch zur älteren Unterkreidezeit (Wealden) existierte ein einheitliches Süß- bzw. Brackwasserbecken, das Teile Nordostbrasiliens und Westafrikas (Gabun und Angola) bedeckte, wie nicht nur die übereinstimmenden Abfolgen nichtmariner Ostracodenfaunen nach KRÖMMELBEIN, sondern auch das Vorkommen von Krokodilen (*Sarcosuchus*) in Brasilien und Westafrika nach BUFFETAUT bestätigen. Der brasilianische Schild und Afrika bildeten damals noch eine zusammenhängende Landmasse. Über diesem nichtmarinen Wealden liegen in den heutigen Küstenbecken Ostbrasiliens und Westafrikas marine Ablagerungen der jüngeren Unterkreide (Ober-Apt und Alb), welche die von Süden her vordringende marine Transgression belegen. Ob bereits damals, also zur jüngsten Unterkreidezeit oder — wie REYMENT & TAIT nach den marinen Ammonitenfaunen annehmen — erst zur älteren Oberkreidezeit (Turon) eine durchgehende Meeresverbindung zum zentralen Atlantik bestand, ist noch nicht endgültig entschieden. Wie dem auch sei, von einem Südatlantik kann frühestens ab der jüngeren Unterkreidezeit gesprochen werden.

Der Nachweis, daß Südamerika und Afrika noch zur „mittleren“ Kreidezeit landfest miteinander verbunden waren, ist nicht nur für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere von Bedeutung. Nicht weniger wichtig ist die paläogeographische Entwicklung der übrigen Gondwanaschollen, die im Zusammenhang mit der Entstehung des Indischen Ozeans besprochen werden sollen. Sie ist vor allem für die Verbreitungsgeschichte der Beuteltiere von Bedeutung.

Erscheinen faunistische und floristische Beziehungen zwischen Südamerika und Afrika entsprechend der verhältnismäßig späten Trennung dieser beiden Kontinente verständlich, so bildeten analoge Beziehungen zwischen Südamerika und Australien bzw. Neuseeland seit DARWIN und HOOKER eines der zentralen Probleme der Biogeographie.

Durch die nunmehrige Kenntnis der Entstehungsgeschichte von Indik und Pazifik scheinen sich auch hier entsprechende Lösungen für diese transantarktischen Verbreitungsbilder anzubauen, wenngleich gesagt werden muß, daß noch zahlreiche Fragen offen sind. Die Geschichte des Indischen Ozeans basiert auch gegenwärtig weitgehend auf ozeanographischen Daten, die erst kürzlich durch MCKENZIE & SCLATER zusammengefaßt wurden und die auch die Grundlage für die folgenden Ausführungen bilden. Die Geschichte des Indik konnte bisher nicht wie jene des Südatlantik durch paläontologische Befunde altersmäßig exakt datiert werden. Außerdem ist die Ausgangssituation nicht ganz geklärt, da weder die ursprüngliche Position von Vorderindien noch von Madagaskar zum übrigen Gondwanakontinent eindeutig festgelegt werden konnte. Daher kann auch die Frage nach der Existenz und Ausdehnung eines Proto-Indik derzeit nicht eindeutig beantwortet werden. Weiters bestehen über den Zeitpunkt der jeweiligen Trennung der einzelnen Kontinentschollen beträchtliche Meinungsunterschiede. Dennoch sind verschiedene Aussagen möglich, die für die Lösung biogeographischer Fragen von entscheidender Bedeutung sind.

Die wichtigste geotektonische Struktur des Indischen Ozeans bildet der vom Carlsberg-Rücken östlich des Roten Meeres zuerst in südöstlicher, dann in annähernd östlicher Richtung verlaufende zentrale Rücken, der sich im „mittel“-pazifischen Rücken fortsetzt. Dieses Schwellensystem trennt nicht nur Vorderindien vom afrikanischen Kontinent bzw. von Madagaskar, sondern auch Australien von der Antarktis. Weitere Strukturen verlaufen als Blattverschiebungen in annähernd nord-südlicher Richtung (Graben längs des 90° östlicher Breite und Owen-Bruchzone östlich der arabischen Halbinsel). Sie stehen mit der Drift des indischen Subkontinentes in Zusammenhang und lassen sich auch auf dem asiatischen Festland verfolgen. Die Drift Vorderindiens hat übrigens zur Entstehung des Himalaya geführt.

Transgressionen des Jura-Meeres im Bereich der ostafrikanischen Küste und der madagassischen Westküste deuten auf eine frühe Aufspaltung zwischen dem afro-südamerikanischen Kontinent und dem übrigen Gondwanakontinent hin. Meeresgeologische Untersuchungen im Kanal von Mozambique geben bisher keine eindeutigen Hinweise auf den Zeitpunkt der Trennung von Afrika und Madagaskar. Auch die ursprüngliche Position zu Afrika (östlich von Südafrika-Mozambique oder Tansania-Kenya oder Somaliland) wird diskutiert, doch scheint eher eine ursprünglich südlichere Position an der afrikanischen Ostküste zuzutreffen, was vor allem mit dem älteren geologischen Bau und seinen Strukturen in Einklang steht. Bemerkenswert

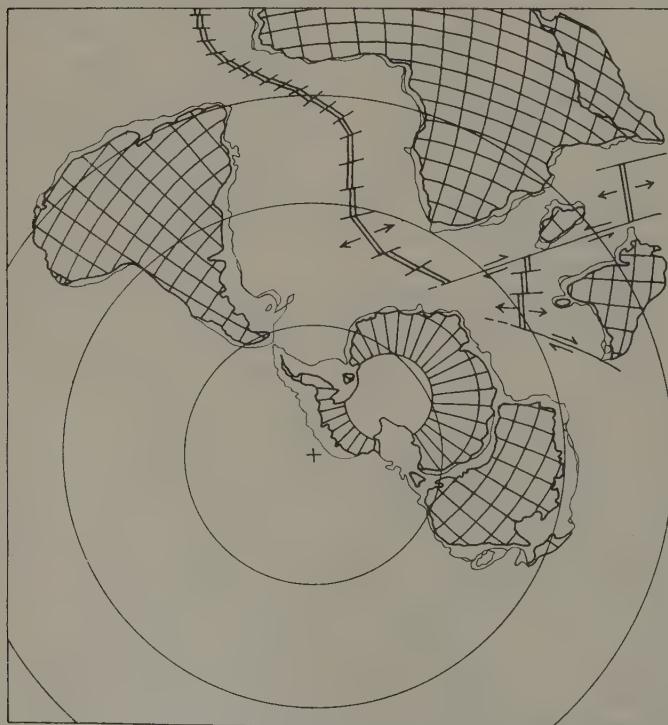


Abb. 25. Lage der Südkontinente und Vorderindiens zur jüngsten Kreidezeit. Beachte mögliche Wanderroute der Beuteltiere von Südamerika über die (eisfreie) Antarktis nach Australien. Trennung von Südamerika und Afrika damals längst vollzogen. — mittelozeanische Rücken, — Blattverschiebungen, → Bewegungsrichtung der Schollen. Nach MCKENZIE & SCLATER 1971, verändert umgezeichnet.

ist ferner, daß die Seychellen im Gegensatz zu Réunion und Mauritius keine ozeanischen Inseln bilden, sondern auf einem alten kontinentalen Plateau liegen.

Die madagassische Säugetierfauna zeigt ausgesprochen afrikanische Affinitäten (*Tenrecidae*, Halbaffen, Schleichkatzen und *Nesomyinae*); angebliche Beziehungen zur orientalischen Region beruhen auf Parallelentwicklungen unter den Viverriden bzw. vermeintlichen verwandtschaftlichen Affinitäten der Halbaffen. Die Säugetiere Madagaskars scheinen durchwegs per Drift auf die Insel gelangt zu sein, wie auch nach dem Fehlen tertiärzeitlicher Huftiere und Rüsseltiere sowie der paläogeographischen Situation anzunehmen ist.

Nach den meeresgeologischen Daten zu schließen, begann die Drift von Vorderindien früher als die Trennung von Australien und der Antarktis. Auf Grund extrapoliertter Altersdaten der magnetischen Anomalien muß die Drift des Indischen Subkontinentes zwischen dem mittleren Jura und der mittleren Kreidezeit begonnen haben. Vorderindien erreichte im älteren Tertiär den asiatischen Kontinent und soll bei dieser Drift zeitweise eine Geschwindigkeit von 16 cm pro Jahr erreicht haben.

Der australische Kontinent war nach MCKENZIE & SCLATER noch bis ins Alttertiär mit der Ostantarktis landfest verbunden (Abb. 25). Die Trennung erfolgte nach paläomagnetischen Daten erst im ältesten Eozän und führte zur Norddrift der australischen Scholle gegen die südostasiatische Inselwelt. Dabei entstand der nördliche Teil Neuguineas mit seinen geologisch jungen Gebirgen, während die übrige Nordbegrenzung der australischen Scholle an Tiefseegräben unter die westpazifische Ozeanplatte versank. Australien und Neuguinea drifteten erst im jüngsten Tertiär bzw. Quartär an die südostasiatische Inselwelt heran. Diese Tatsache erklärt auch die für Säugetiere so markante Wallace-Linie bzw. die Wallacea als tiergeographisches Übergangsgebiet und spricht weiters für die Antarktis-Route bei der Beuteltierausbreitung, besonders wenn man berücksichtigt, daß die Antarktis damals in etwas niedrigeren Breiten lag und nach DALZIEL & ELLIOT bis ins ältere Tertiär zumindest eine Inselkettenverbindung zwischen der Westantarktis und dem südlichen Südamerika bestand.

Auch für die Geschichte des Pazifik hat die Meeresgeologie wertvolle Daten geliefert. Wie bereits oben angedeutet, sind die ältesten Anteile des Bodens des heutigen Pazifischen Ozeans im Jura entstanden. Sie sind aus dem westlichen Pazifik nachgewiesen. Der Großteil des Ozeanbodens bildete sich zur Kreide- und Tertiärzeit. Der gegenwärtig aktive „mittel“pazifische Rücken verläuft nicht wie der mittelatlantische Rücken weitgehend zentral, sondern im östlichen Drittel, um im Nordpazifik unter dem nordamerikanischen Kontinent zu verschwinden. Dies hängt damit zusammen, daß sich die amerikanische Scholle, die Nord- und Südamerika umfaßt, vom Osten her auf die pazifische Platte schiebt bzw. letztere unter der ersten absinkt. Da jedoch auch die westlichsten Partien der pazifischen Platte unter die ostasiatischen Inselbögen absinken, kann auf ein wesentlich höheres Alter des Pazifiks geschlossen werden, der als Proto-Pazifik zu bezeichnen ist. Einzelne Hinweise sprechen dafür, daß die einstige Verbreiterung des Proto-Pazifiks nicht in west-östlicher, sondern in südwest-nordöstlicher Richtung erfolgte. Nach MELVILLE und T. HUGHES war der pazifische Teil Nordamerikas einst mit dem südöstlichen Asien landfest verbunden, eine allerdings bisher nicht bewiesene Annahme. Ihre Richtigkeit vorausgesetzt, wären nicht nur verschiedene pflanzengeographische Probleme gelöst, sondern auch die Ausbreitung von Tethys-Elementen zur Triaszeit eher verständlich gemacht. Für die Ausbreitung der Säugetiere ist dies jedoch ohne Belang, da diese Verbindung im ausgehenden Paläozoikum und im ältesten Mesozoikum existiert haben sollte.

Wichtig ist, daß Neuseeland bereits frühzeitig vom australischen Kontinent getrennt war und daß eine zeitweise landfeste Verbindung zwischen Ostasien und Alaska über die Beringstraße erst relativ spät, nämlich erst seit der Oberkreidezeit, existierte.

Nordamerika war noch zur Trias- und Jurazeit Teil von Laurasia. Zur Kreidezeit war der zentrale Teil vorübergehend von einem epikontinentalen Meer überflutet, das vom Süden her von der Bucht von Texas auf den Kontinent übergriff und während der Oberkreidezeit als Meeressstraße den Kontinent zeitweise vollständig trennte. Mit der laramischen Gebirgsbildung an der Kreide-Tertiärwende begann die Heraushebung der heutigen alpidischen Gebirgsketten und damit auch die Regression des Kreidemeeres. Seitherige tertiärzeitliche Transgressionen blieben im wesentlichen auf die Küstenbereiche beschränkt, indem vor allem an der Westküste (Oregon und Kalifornien) und im Bereich des Golfes von Mexiko (einschließlich Florida) weite Küstenstreifen im Alttertiär, die nördliche Atlantikküste auch im Miozän, überflutet waren. Die Beringstraße ist nach HOPKINS nach den Marinfaunen erst im Pliozän entstanden. Sie existiert nach mehrfachen Unterbrechungen im Jung-Pliozän und im Pleistozän seit etwa 10000 Jahren.

Für die Geschichte des mittelamerikanischen Raumes liegen Befunde aus der Meeresgeologie, Geologie und Paläontologie vor. WEYL hat in jüngster Zeit eine Übersicht gegeben. Für das Tertiär und Quartär sind zahlreiche paläontologische Daten verfügbar, indem einerseits marine Faunen (Mollusken, Korallen, Foraminiferen), andererseits Landsäugetiere Hinweise auf den Zeitpunkt der Öffnung bzw. Schließung einer Meeresverbindung zwischen dem östlichen Pazifik und der Karibischen See geben (Abb. 26).

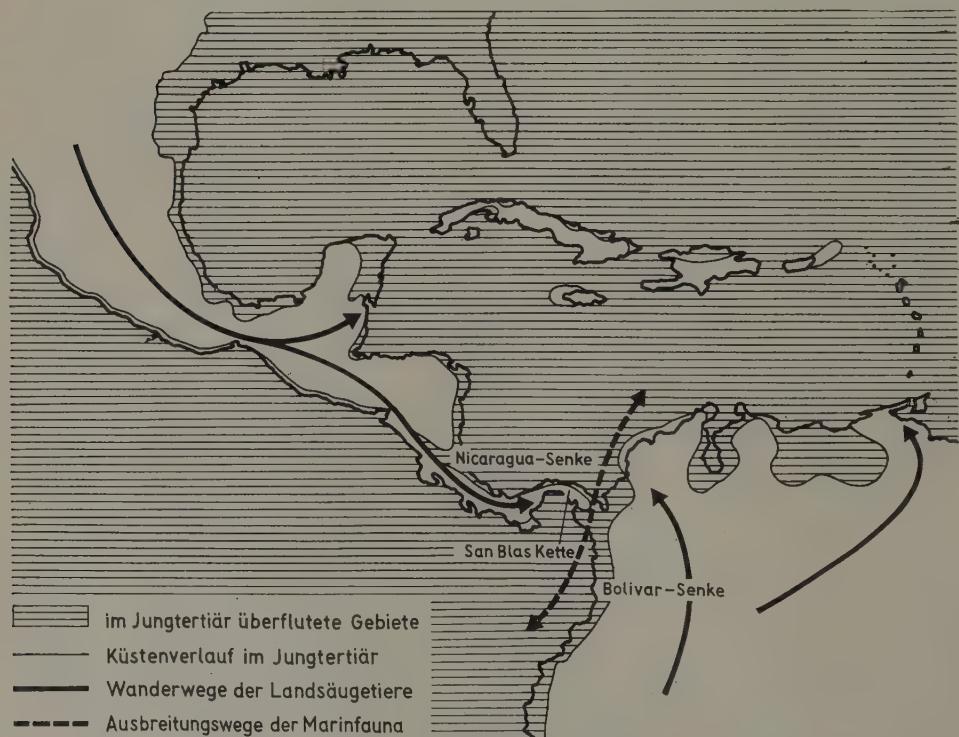


Abb. 26. Paläogeographie von Mittelamerika im Jung-Tertiär. Meeresverbindung (Bolivarsenke und Panamastrasse) trennt Süd- und Zentralamerika und ermöglicht Faunenaustausch zwischen der Karibik und dem Pazifik. Nearktische Säugetiere im Miozän bis nach Panama verbreitet.

Die Geschichte Mittelamerikas und der Karibischen Region ist deshalb nur schwer zu rekonstruieren, da hier Kontinentalverschiebung, Plattentektonik, Vulkanismus und Gebirgsbildung in einem ständigen Wechselspiel tätig waren. Jedenfalls scheint das frühe Mesozoikum eine Festlandsphase gewesen zu sein. Erst im Jura beginnen die Transgressionen, die in der Kreidezeit ihren Höhepunkt erreichten. Entsprechend der paläogeographischen Situation bildete der mittelamerikanische Raum ursprünglich die Fortsetzung der Tethys, die sich als Teil des zentralen Atlantik über den zentralamerikanischen Raum bis nach Kalifornien bzw. Peru erstreckte. Wesentlich ist dabei, daß es innerhalb der ursprünglich einheitlichen Marinfauna der Tethys am Ende der Unterkreidezeit zur Entstehung einer eigenen Karibischen Provinz kam, die nach KAUFFMAN noch während der Oberkreidezeit in eine westliche zentralamerikanische und eine Antillen-Subprovinz getrennt wurde. Damit ist das geologisch junge Alter der Karibischen Region dokumentiert, was auch durch geologische Befunde bestätigt wird, wonach der heutige zentralamerikanische Raum zur Oberkreidezeit als Inselwelt ausgebildet war. Auch im Alttertiär existierte keine Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika, da damals die Nicaragua- und die Bolivarstraße vorhanden waren. Allerdings ist eine vorübergehende Verbindung zwischen der Yucatanhalbinsel zu den Großen Antillen nicht auszuschließen. Die mittelamerikanische Landbrücke (Nicaragua, Costa Rica, Panama) ist eine junge Bildung terziären Alters mit starker vulkanischer Beteiligung. Die Panamabrücke entstand erst im ausgehenden Tertiär in Zusammenhang mit der weiteren Heraushebung der Kordilleren, nachdem bereits im älteren Jungtertiär zeitweise eine Landverbindung von Mexiko über die Nicargauastrasse bis nach Panama existiert haben muß, wie nearktische Landsäugetierfaunen aus dem Mittelmiozän von Panama zeigen. Vom „Jungmiozän“ an macht sich auch die Differenzierung der Meeresfaunen (Foraminiferen, Korallen, Muscheln) und damit die im Pliozän vollzogene Trennung in eine ostpazifische und karibische Faunenprovinz bemerkbar. An diese einstige direkte Meeresverbindung erinnern gegenwärtig noch verschiedene „amphiamerikanische Arten“ und nahe verwandte Zwillingssarten unter den marinen Wirbellosen des Ostpazifikus und des Westatlantiks bzw. der Karibischen See.

Die ältesten nearktischen Elemente in der Landsäugetierfauna Südamerikas (Procyoniden: *Cyonasua*) sind aus dem jüngsten Miozän (Huayqueriense) bekannt. Sie dürften als Inselhüpfer Südamerika erreicht haben. Ein richtiger Faunenaustausch erfolgte nach WEBB erst im Pliozän-Pleistozän (Chapadmalalense und Uquiense). Seit damals besteht die Panamabrücke, die besonders während der Kaltzeiten breiter und auch für Elemente der offenen Landschaft passierbar gewesen sein muß.

Aus dieser paläogeographischen Entwicklung wird auch die biogeographische Stellung Mittelamerikas verständlich, das heute zur neotropischen Region gerechnet wird. Die neotropischen Elemente gelangten erst im jüngsten Känozoikum in diesen Raum.

In Ergänzung dazu scheinen einige Hinweise auf die paläogeographische Geschichte von Südamerika selbst am Platz. Sie ist in den Grundzügen bekannt. Der südamerikanische Kontinent besteht im wesentlichen aus zwei Bauelementen. Die alten kristallinen Kerne aus präkambrischen Gesteinen im Norden und Osten (Guyana- und brasiliischer Schild) und die jungen andinen Faltengebirge im Westen, die erst in der jüngeren Kreidezeit und im Känozoikum entstanden. Senkungsfelder zwischen diesen Bauelementen und die erst junge Heraushebung der Anden haben zu einer weitgehenden Änderung der paläogeographischen Situation geführt. Im Nordwesten trennte im Alttertiär vor allem die Bolivar-Geosynklinale im Bereich des heutigen Kolumbien und Ekuador den südamerikanischen Kontinent von Mittelamerika. Im Miozän verlandete zwar diese Geosynklinale durch einen neuerlichen Gebirgsbildungs-

zyklus, doch trennten — wie bereits oben erwähnt — Meeresstraßen in Mittelamerika Süd- und Nordamerika. Die damaligen Landsäugetierfaunen Kolumbiens zeigen rein neotropisches Gepräge und bestätigen die anhaltende Separation Südamerikas. Das Amazonasbecken, das auch gegenwärtig nur äußerst geringe Höhenunterschiede aufweist, war von einem „Binnensee“ erfüllt, die Entwässerung erfolgte vor Hebung der Anden nicht in den Atlantik, sondern in den Pazifik.

Die paläogeographische Geschichte Eurasiens kann hier nur in den Grundzügen aufgezeigt werden. Die für die Verbreitung von Landsäugetieren wichtigsten Barrieren bilden die Tethys im Süden, die Turgastraße und das Obik-Meer östlich des Ural, die eine Verbindung zum arktischen Meer herstellten und während des Alttertiärs Europa von Asien trennten. Dafür ermöglichte die landfeste Beringbrücke als Filterbrücke den Faunenaustausch zwischen Asien und Nordamerika, nachdem bis ins Alt-Eozän die bereits erwähnte direkte Landverbindung über Grönland und Spitzbergen existierte. Dazu kamen im Jungtertiär, nach Verlandung der Turgastraße, die afro-arabische Landbrücke, die vor etwa 20 Millionen Jahren entstand und — zumindest vorübergehend — durch Abschnürung des Mittelmeeres vom Atlantik, die afro-iberische und die siculo-tunesische Landbrücke im Jungtertiär. Diese Abschnürung des Mittelmeeres vom Atlantik erfolgte im jüngsten Miozän (Messinian), wie der Nachweis mächtiger Evaporite im Boden des Mittelmeeres vermuten lässt. Es bildete sich eine Art Binnenmeer. Dementsprechend sind für diese Zeit Landverbindungen zwischen Nordwestafrika und Spanien bzw. Tunesien und Sizilien anzunehmen. Mit der bereits im älteren Miozän (Burdigal) erfolgten Abschnürung der östlichen Tethys war die direkte Meeresverbindung zwischen Mittelmeer und Indopazifik unterbrochen, was sich auch in der marinen Fisch- und Molluskenfauna bemerkbar macht. Dies wird überdies durch die Verbreitung der Seekühe als geologisch ältere Elemente bestätigt, während die Robben (Seehunde) als erdgeschichtlich jüngere Formen mit den (sub-)tropischen Monachinen den Indischen Ozean nie erreicht haben. Die im Jungtertiär existierende Paratethys, die sich von Mitteleuropa bis zum Kaspi-See erstreckte und später verbrackte bzw. zeitweise aussüßte, hatte im östlichen Bereich nur zeitweise eine Verbindung zur Tethys.

Das Rote Meer ist geologisch sehr jung und verdankt seine Entstehung dem „sea-floor spreading“. Noch heute zeigt der Verlauf der Ost- und Westküste des Roten Meeres — abgesehen von der erst später gehobenen Afardreiecksenke — eine bemerkenswerte Übereinstimmung. Nach den Endemismen in der Fischfauna ist die Entstehung bzw. Isolierung des Roten Meeres, die eine Abtrennung vom Indik als eigene Subregion rechtfertigt, sehr jung, was durch jungmiozäne Evaporite und durch den jungen Ozeanboden des Roten Meeres bestätigt wird. Dies lässt die Annahme zu, daß im älteren Jungtertiär ein Faunenaustausch für Landtiere, und zwar auch für Waldformen, möglich war. Diese Landbrücke erklärt die Ausbreitung afrikanischer Elemente, wie etwa der Rüsseltiere und der Schmalnasenaffen, nach Eurasien und die Immigration asiatischer Elemente in Afrika, die zu den oft sehr nahe faunistischen und auch floristischen Beziehungen der äthiopischen und orientalischen „Region“ geführt haben. Während des Pleistozäns war das Rote Meer durch eustatisch bedingte Meeresspiegelsenkung zeitweise ein Binnenmeer, da durch die Absenkung auch im Osten eine Barriere entstand.

Wie bereits oben erwähnt, wurde der indische Subkontinent erst im Alttertiär ein Teil Asiens. Die südostasiatische Inselwelt ist als solche sehr jung und war während der pleistozänen Kaltzeiten jeweils Teil des asiatischen Festlandes. Die Klimaentwicklung im Tertiär und der Verlauf der alpidischen Gebirgsketten haben wesentlich zur Erhaltung altertümlicher Faunenelemente in Südostasien und damit zum „miozänen“ Charakter der heutigen Fauna Südostasiens beigetragen.

Afrika hat seit seiner in der Kreidezeit erfolgten Loslösung von Südamerika mit der arabischen Halbinsel stets eine Einheit gebildet. Allerdings waren zur Oberkreidezeit weite Teile Nordafrikas von epikontinentalen Meeren überflutet, und zeitweise trennte ein vom Golf von Guinea nach Norden verlaufender Meeresarm Westafrika vom übrigen Kontinent. Im Paleozän kommt es zu einer Regression des Meeres und damit wohl auch zu einer Verbindung mit Eurasien, die bereits im Eozän wieder unterbrochen wurde. Wieder waren weite Teile Nordafrikas, des Somalilandes und der Region des Golfes von Guinea vom Meer überflutet. Die Tethys trennte Afrika von Eurasien. Im Oligozän kam es abermals zu einer Regression, im älteren Miozän zur Entstehung der afro-arabischen Landbrücke. Durch die vorübergehende Abschnürung des Mittelmeeres im Jungtertiär entstanden neuerlich Landbrücken.

Zur paläogeographischen Geschichte Australiens und Neuguineas sei hier nur ergänzend hinzugefügt, daß während der Eiszeit Landbrücken das australische Festland mit Neuguinea und Tasmanien verbunden haben. Die Ausbreitung der Beuteltiere und Eierleger nach Neuguinea dürfte verhältnismäßig spät erfolgt sein. Die bisher älteste Säugetierfauna wird in das jüngere Pliozän eingestuft. Die Trennung der australischen Scholle von der antarktischen dürfte, wie oben ausgeführt, erst im Alttertiär eingetreten sein. Sie ermöglichte die Besiedlung Australiens durch altertümliche Säugetiere über die Antarktis-Route. Für die Verbreitung und auch für die Evolution sind jedoch die eiszeitlichen Klimaschwankungen wichtig, die vorübergehend zur Bildung ausgedehnter Binnenseen führten und in Zusammenhang damit auch zu einer entsprechenden Ausdehnung der Vegetation in den heutigen (Halb-) Wüstengebieten. Aber auch für das Jungtertiär sind große Binnenseen nachgewiesen. Zur älteren Kreidezeit waren große Teile des australischen Kontinente vom Meer überflutet, erst in der Oberkreide (Senon) kam es durch eine Gebirgsbildung zur Regression und erstmalig zur Bildung eines riesigen Inlandsees (Lake Winton) im östlichen Zentralaustralien.

Damit ist die paläogeographische Geschichte der Ozeane und Kontinente seit der Triaszeit in den Grundzügen aufgezeigt. In den folgenden Kapiteln wird — soweit zum Verständnis der vorzeitlichen Verbreitung bzw. der Ausbreitungsgeschichte erforderlich — darauf verwiesen werden. Bevor jedoch auf die Geschichte der Säugetierfaunen der einzelnen Kontinente eingegangen sei, erscheint es zweckmäßig, von der gegenwärtigen Verbreitung auszugehen und erst dann die Fossilgeschichte zu besprechen.

## 2. Spezieller Teil

### 2.1. Übersicht über die gegenwärtigen tiergeographischen Regionen und ihre Säugetierfaunen

#### 2.1.1. Einleitung

Ausgehend von der Erkenntnis, daß die gegenwärtige Verbreitung der Tiere auf der Erdoberfläche keineswegs regellos ist und daß bestimmte Festlandsgebiete Gemeinsamkeiten in der Fauna erkennen lassen, die vielfach ihren Ausdruck im Vorhandensein oder Fehlen großer Verwandtschaftsgruppen finden, hat SCLATER im Jahre 1858 nach der Verbreitung der Vögel und 1860 WALLACE nach jener der Säugetiere eine regionale Gliederung der Landfauna erstellt, die in ihren Grundlagen — zumindest für die Säugetiere — auch heute noch gültig ist. WALLACE unterschied die Paläarktis und die Nearktis, die neotropische, äthiopische, orientalische und australische Region. Wie MEISENHEIMER betont, ist die Aufstellung eines für alle Tierklassen gültigen geographischen Systems unmöglich.

Bereits vor SCLATER und WALLACE, nämlich 1853, hatte SCHMARDA insgesamt 21 Landfaunen „reiche“ unterschieden, die zwar etwas ungleichwertig sind, jedoch noch am ehesten den Subregionen bei WALLACE entsprechen. SCHMARDA erkannte allerdings richtig die Einheitlichkeit der alt- und neuweltlichen Faunen der nördlichen Hemisphäre, eine Erkenntnis, der erst 1887 durch HEILPRIN durch die Bezeichnung Holarktis Rechnung getragen wurde, nachdem von ihm ursprünglich im Jahre 1882 der Begriff Triarktis vorgeschlagen worden war. Die Holarktis entspricht damit der Arctogaea im Sinne von GILL (1875), nicht jedoch von HUXLEY (1868), der auch die äthiopische und orientalische Region mit einbezog. HEILPRIN begründet die Holarktis durch den geringen Prozentsatz endemischer Elemente sowohl in der Nearktis als auch in der Paläarktis gegenüber den anderen tiergeographischen Regionen. Als einheitliche Region (Holarktis) bewertet, fällt der Prozentsatz endemischer Arten bzw. Gattungen durchaus in den durch die übrigen Regionen gegebenen Rahmen. Interessant ist außerdem, daß die faunistischen Beziehungen zwischen Nearktis und Paläarktis besonders für die Waldgebiete gelten, während die Fauna der Steppen- und Wüstengebiete eine deutliche Trennung erkennen läßt. Dies läßt sich durch den verschiedenen Zeitpunkt der Trennung erklären, die wiederum in Zusammenhang mit der paläoklimatischen Entwicklung steht.

Die auf SCLATER und WALLACE zurückgehende Großgliederung wurde durch seitherige zoogeographische Untersuchungen bestätigt, sofern man von ENGLER und KUSCHEL absieht, welche die australische Region (= altozeanische Region bei ENGLER) auch auf Patagonien-Südchile, das Kapland und Neuseeland ausgedehnt wissen wollen. Nach pflanzengeographischen Befunden ist die Abtrennung einer antarktischen Region, der auch Patagonien und Neuseeland angehören, ebenso gerechtfertigt wie jene des Kaplandes als eigene Florenregion (Capensis). Nach dem Verbreitungsbild der Säugetiere besteht jedoch kein Grund, die Zugehörigkeit des südlichen Südamerikas zur neotropischen und des südlichen Afrikas zur äthiopischen

Region anzuzweifeln. Auch eine Abtrennung als eigene Subregion oder Provinz ist nicht begründet. Diese unterschiedlichen Auffassungen ergeben sich durch die verschiedenen Ausbreitungsmöglichkeiten sowie dadurch, daß die zur biogeographischen Gliederung herangezogenen Organismengruppen ein verschieden hohes erdgeschichtliches Alter besitzen. Ihre Ausbreitung erfolgte demnach unter zum Teil völlig verschiedenen geographischen Verhältnissen. Die placentalen Säugetiere zeigen als erdgeschichtlich junge Gruppe zwangsläufig ein anderes Verbreitungsbild als alte Organismengruppen, wie etwa primitive Knochenfische, Schildkröten, Chironomiden, Bathynellen und Onychophoren unter den Tieren oder Araukarien, Farnsamer, Farne, Laubmosse und Bärlappgewächse unter den Pflanzen.

Unterschiedliche Auffassungen bestehen über die Begrenzung im Bereich der Übergangsgebiete sowie über die Wertigkeit und die Beziehungen der einzelnen „Regionen“ untereinander. Waren es ursprünglich insgesamt sechs Regionen (Tabelle 4), so haben vor allem die Untersuchungen von HEILPRIN die nahen faunistischen Beziehungen zwischen der paläarktischen und nearktischen „Region“ aufgezeigt, die ihren Ausdruck in der Bezeichnung Holarktis findet. Weiters erscheint auf Grund der näheren faunistischen und auch floristischen Beziehungen zwischen der äthiopischen und der orientalischen Region deren Zusammenfassung als Paläotropis gerechtfertigt (Abb. 27).

Außerdem wurde die Sonderstellung der neotropischen und der australischen Region bestätigt, die noch HUXLEY im Jahr 1868 als Notogaea zusammengefaßt hat und der Arctogaea (i. w. S.) gegenüberstellte, die nicht nur die Holarktis, sondern auch die

Tabelle 4. Die tiergeographische Gliederung in Regionen und Subregionen nach R. A. WALLACE 1876

Region	Subregion
Paläarktische . . . . .	{ Europäische Mediterrane Sibirische Mandschurische
Äthiopische . . . . .	{ Ost-Afrikanische West-Afrikanische Süd-Afrikanische Madagassische
Orientalische . . . . .	{ Indische Ceylonesische Indo-Chinesische Indo-Malayische
Australische . . . . .	{ Austro-Malayische Australische Polynesische Neuseeländische
Neotropische . . . . .	{ Chilenische Brasilianische Mexikanische Antillen
Nearktische . . . . .	{ Kalifornische Rocky Mountains Alleghany Kanadische

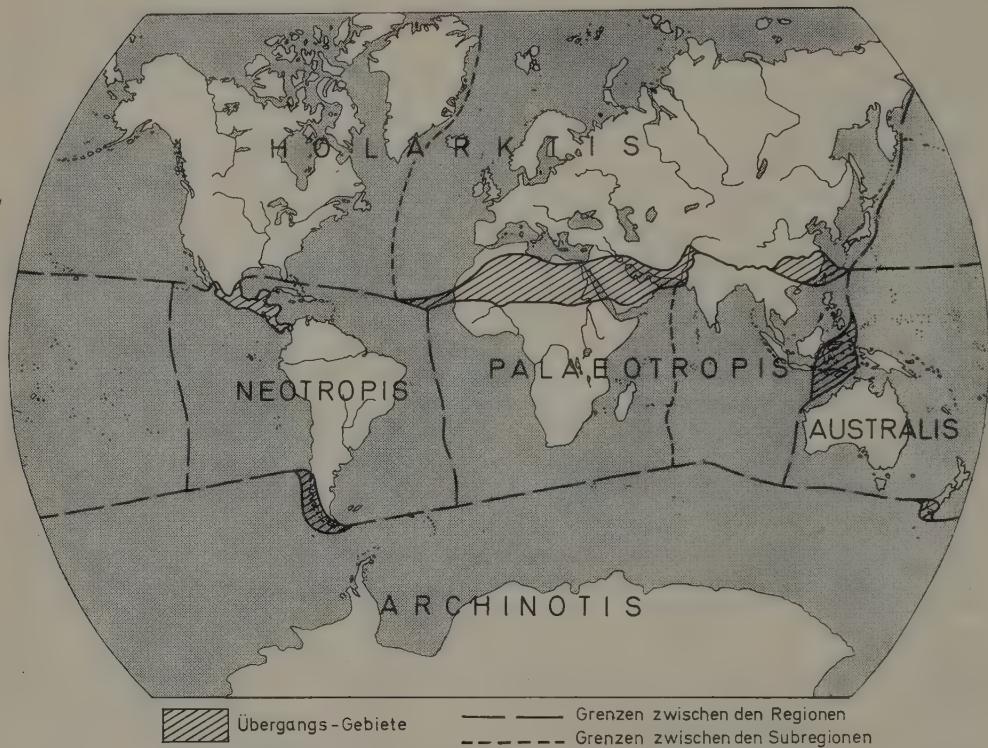


Abb. 27. Die gegenwärtigen tiergeographischen Regionen und die Übergangsgebiete (z. B. Wallacea) nach MÜLLER. Äthiopis und Orientalis hier als Paläotropis zusammengefaßt. Nach P. MÜLLER 1974, verändert umgezeichnet.

äthiopische und orientalische Region umschließt und deshalb, um Verwechslungen mit dem Begriff Arctogaea im Sinne von GILL zu vermeiden, als Megagaea zu bezeichnen wäre.

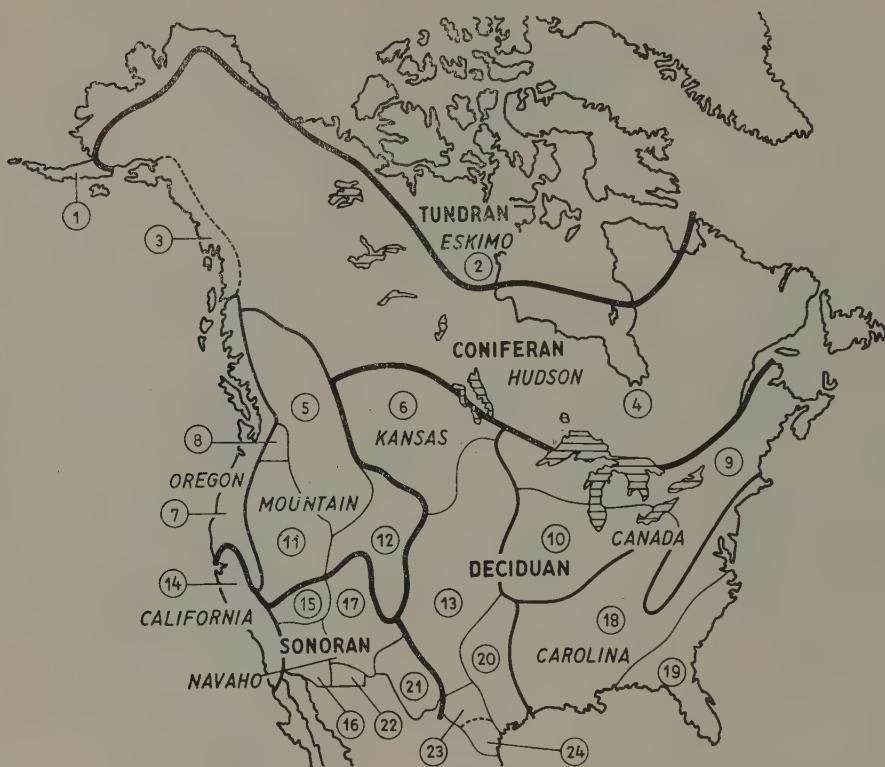
Somit lassen sich die Megagaea mit der holarktischen, äthiopischen und orientalischen Region, die Neogaea mit der neotropischen Region und die Notogaea mit der australischen und ozeanischen Region unterscheiden.

Auch die Untergliederung der einzelnen Regionen erfolgt nicht einheitlich, da Meinungsverschiedenheiten über die Zahl und Abgrenzung der einzelnen Subregionen bestehen (vgl. Tabelle 5). Diese ergeben sich, wie REINIG für die Holarktis dargelegt hat, vor allem durch die Berücksichtigung verschiedener Organismengruppen und durch die Art der Definition der einzelnen Subregionen bzw. Provinzen (z. B. Isoporen, Zahl der Endemismen; vgl. HEILPRIN 1887). Es kann in diesem Rahmen dieses Problem nicht weiter diskutiert werden. Als Beispiel für eine nur auf Grund von Landsäugetieren erstellte Faunengliederung sei die Nearktis erwähnt, die durch HAGMEIER & STULTS in vier Subregionen, neun Superprovinzen und insgesamt 24 (Sub-)Provinzen gegliedert wird (Abb. 28). Ein Vergleich mit den von WALLACE, K. P. SCHMIDT und REINIG unterschiedenen Subregionen (Provinzen bei K. P. SCHMIDT) zeigt, daß selbst die Grenzen dieser Großeinheiten nicht übereinstimmen, ganz abgesehen davon, daß sie nach DICE mit den ökologischen Provinzen nicht

Tabelle 5. Die tiergeographische Gliederung nach K. P. SCHMIDT 1954. Beachte Zusammenfassung der orientalischen, äthiopischen und madagassischen (Sub-)Region als Paläotropis

Reich	Region	Subregion	Provinz
(Arctogaea = Megagaea)	Holarktis	Arktis Nearktis Karibische Paläarktis	Arktische Kanadische Appalachische West-Amerikanische Sonorische Zentral-Amerikanische West-Indische Europäische Sibirische Mandschurische Tibetische Mediterrane Eremische Indische Ceylonesische Indo-Chinesische Malayische Celebesische
	Paläotropis	Orientalische Äthiopische Madagassische	West-Afrikanische Süd-Afrikanische Seychellen Madagassische Maskarenen Amazonas Ost-Brasilien Chilenische
Neogaea	Neotropis	Neotropis	Australische Papuanische Neu-Seeland
Notogaea	Australis Ozeanis	Ozeanien Antarktis	Ozeanische Antarktische

korrespondieren. Probleme ergeben sich auch aus der Art der Abgrenzung der so genannten Übergangsgebiete zwischen den einzelnen Regionen. Derartige Übergangsgebiete sind zwischen der australischen und orientalischen Region und an den Grenzen der holarktischen zur neotropischen, äthiopischen und zumindest im östlichen Abschnitt auch zur orientalischen Region vorhanden. Das bekannteste Beispiel bildet das indo-australische Zwischengebiet (= austro-malayisches bzw. celebensisches Übergangsgebiet oder Wallacea) und damit die Wallacesche Linie. Diese Bezeichnung geht auf eine von WALLACE im Jahr 1860 veröffentlichte Arbeit zurück und wurde erstmalig von HUXLEY 1868 gebraucht. Sie verläuft innerhalb der indonesischen Inselwelt annähernd von Süden nach Norden von der Lombokstraße zwischen Bali und Lombok, durch die Makassarstraße zwischen Kalimantan (= Borneo) und Sulawesi (= Celebes) sowie Mindanao und Sanghir (Abb. 29). HUXLEY legte sie allerdings westlich der Philippinen, weshalb SCHILDER letztere als Huxley-Linie bezeichnet. Sie markiert nach WALLACE die Grenze zwischen der orientalischen und der australischen Region, die nach ihm größere faunistische Unterschiede aufweisen als etwa die Faunen Südamerikas und Afrikas.



1 ALEUTIAN	7 OREGONIAN	13 KANSAN	19 AUSTRORIPARIAN
2 ESKIMOAN	8 PALUSIAN	14 CALIFORNIAN	20 TEXAN
3 SITKAN	9 CANADIAN	15 MOHAVIAN	21 MAPIMI
4 HUDSONIAN	10 ILLINOIAN	16 SONORAN	22 YAQUINIAN
5 MONTANIÄN	11 ARTEMESIAN	17 NAVAHONIAN	23 BALCONIAN
6 SASKATCHEWAN	12 COLORADAN	18 CAROLINIAN	24 TAMAULIPAN

Abb. 28. Die Gliederung der Nearktis nach Säugetieren in (Sub-)Provinzen (24), Superprovinzen (9) und Subregionen (4). Nach HAGMEIER & STULTS 1964.

Grundsätzlich sei zu dieser und ähnlichen Grenzziehung folgendes bemerkt. Wurde zur Zeit der klassischen Tiergeographen wie Salomon MÜLLER, SCLATER und WALLACE eine künstliche Auswahl der Leitarten zur Kennzeichnung der einzelnen zoogeographischen Regionen herangezogen, so arbeitet die moderne Tiergeographie mit den Prozentanteilen der Faunenelemente sämtlicher dokumentierter Arten. Dadurch ist zwar die Grenzziehung zwischen den einzelnen Regionen eindeutiger festlegbar, doch zeigt sich, daß es keine starren Grenzen, sondern mehr oder weniger breite Zonen sind, welche die einzelnen Regionen trennen.

So bildet auch die Wallacesche Linie keineswegs eine fundamentale Trennungslinie, wie WALLACE annahm. Sie wird von verschiedenen Tiergruppen überschritten, die sich einerseits von Indonesien nach Australien, andererseits von Neuguinea nach Südostasien ausgebreitet haben. Weiters ist sie bei Pflanzen, Landschnecken und Insekten überhaupt nicht ausgeprägt, was mit den von den Landwirbeltieren verschiedenen Ausbreitungsmöglichkeiten zusammenhängt. Wegen dieser Befunde — die letztlich

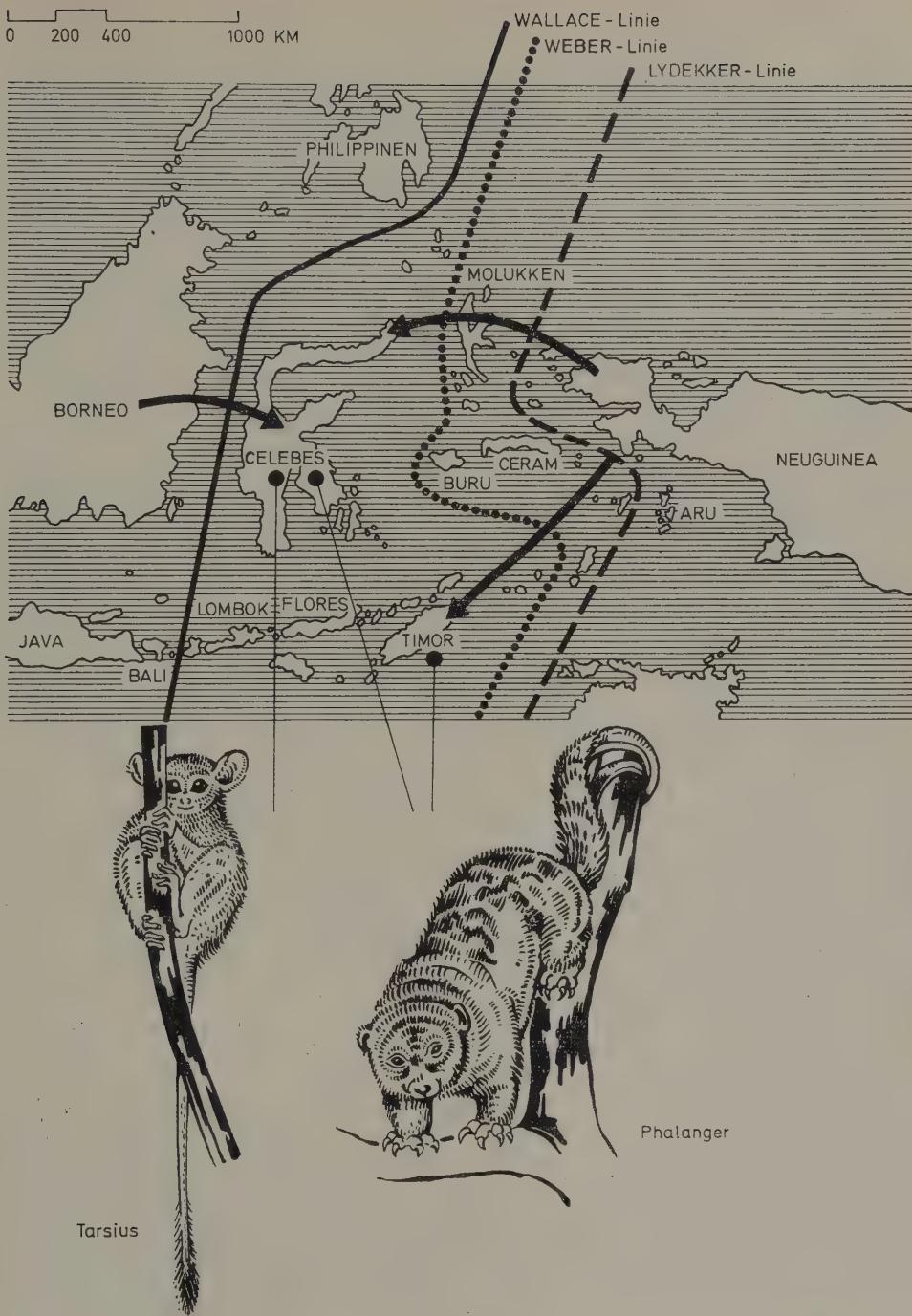


Abb. 29. Die Wallacea als faunistisches Übergangsgebiet zwischen der orientalischen und australischen Region und die unterschiedliche Grenzziehung. Beachte Vordringen von orientalischen Elementen (z. B. *Tarsius*) nach Osten und von australischen (z. B. *Phalanger*) nach Westen. Kalimantan (= Borneo), Sulawesi (= Celebes).

auch zu Begriffen wie Webersche und Lydekkersche Linie geführt haben (Abb. 29) — sprechen die meisten Autoren von einem Übergangs- oder Zwischengebiet, das von DICKERSON & al. als Wallacea bezeichnet wurde, sofern es nicht überhaupt als Grenzprovinz der orientalischen Region angesehen wird. Als eigene (Sub-)Region kann diese Wallacea schon wegen ihrer heterogenen faunistischen Zusammensetzung und der diskutierten Begrenzung nicht gelten, wie zuletzt MAYR betont hat. Als bestmögliche Grenze („faunal balance line“ i. S. von SIMPSON) zwischen der orientalischen und der australischen Region wäre die Webersche Linie anzusehen. Demgegenüber wäre sie nach SCHILDER in qualitativer Hinsicht weiter östlich, und zwar zwischen Timor und den Molukken einerseits, Aru und Neuguinea andererseits zu ziehen.

Für die Grenze zwischen der Nearktis und der Neotropis gilt ähnliches. Verschiedentlich werden Mittelamerika (Süd-Mexiko bis Panama) und die Antillen als (karibisches) Übergangsgebiet angesehen, das von den meisten Autoren jedoch zur neotropischen Region gerechnet wird. HEILPRIN zählt jedoch nicht nur dieses Übergangsgebiet zur Neotropis, sondern auch die sonorische Subregion (mit dem nördlichen Mexiko samt Niederkalifornien sowie Teilen von Kalifornien, Texas und Florida). HUXLEY wiederum schließt die Antillen nicht in seine austro-columbische Region (= Neotropis) ein. Diese Differenzen werden aus der Geschichte dieses Raumes verständlich, der seit seiner Entstehung ein Teil Nordamerikas war und erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit durch die Bildung der Panama-Brücke Teil der neotropischen Region wurde (s. o.). So weisen nach KRAUS auch verschiedene faunistische Befunde darauf hin, daß Zentralamerika in der erdgeschichtlichen Vergangenheit keineswegs immer die Funktion eines Bindegliedes zwischen zwei großen Faunenregionen gehabt haben kann. Erst mit der Bildung der Panamabrücke im jüngsten Känozoikum kam es zu einem Faunenaustausch, der zum Eindringen zahlreicher nordamerikanischer Säugetierstämme (Raub- und Nagetiere, Hasenartige, Paarhufer, Unpaarzeher und Rüsseltiere) in Südamerika und zum Vordringen südamerikanischer Faunenelemente (Beuteltiere, Xenarthra, Neuweltaffen und Caviomorpha) nach Mittel- und Nordamerika führte. Dieses erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit erfolgte Eindringen neotropischer Elemente wurde durch das Klima begünstigt und hat den ursprünglich nearktischen Faunencharakter weitgehend zugunsten des neotropischen umgeprägt und damit zur Zuordnung Zentralamerikas zur Neotropis geführt. Die Ausdehnung der neotropischen Region erfolgte demnach auf Kosten des nearktischen Faunengebietes und ist im wesentlichen klimabedingt, indem die Nordgrenze praktisch mit jener der tropischen Zone zusammenfällt.

Nordafrika bietet den umgekehrten Fall, denn dieser ursprünglich zur äthiopischen Region zählende Teil Afrikas wurde erst durch das während des Quartärs erfolgte Eindringen paläarktischer Faunenelemente zu einem faunistischen Übergangsgebiet bzw. zu einem Teil der Holarktis. War es in Zentralamerika das Entstehen der Landverbindung mit Südamerika, so waren in Nordafrika vornehmlich großklimatische Änderungen Anlaß zur Faunenverschiebung. Noch in der frühen Nacheiszeit waren äthiopische Savannen- und Steppenformen in der Sahara und in ganz Nordafrika verbreitet. Erst die im Postglazial vor ungefähr 7000 Jahren beginnende und bis etwa 500 Jahre vor der Zeitenwende andauernde Trockenphase führte zur Bildung des gegenwärtigen Wüstengürtels und zur Schrumpfung des einst ausgedehnten Tschad-Sees sowie zum Verschwinden der äthiopischen Savannen- und Steppenformen und zugleich zum Vordringen paläarktischer Elemente (z. B. Hirsche, Bären, Wildrinder und Steinböcke), von denen letztere bis nach Nubien und Abessinien gelangten.

In Anbetracht dieser erst in geologisch jüngster Zeit erfolgten Faunenverschiebungen und auch anderer Argumente erfolgt im zweiten Teil die Gliederung nicht nach den heutigen Faunenregionen, sondern nach den einzelnen Kontinenten. Theoretisch

müßte, gemäß der Feststellung KÜNTZES, von den jeweiligen zoogeographischen Regionen der einzelnen Zeitalter ausgegangen werden.

Wenn hier zunächst die einzelnen tiergeographischen Regionen der Gegenwart charakterisiert werden, so geschieht dies wegen der weitgehend vollständigen Kenntnis, die am besten als Grundlage dient. Freilich bietet das heutige Verbreitungsbild von Fauna und Flora nur einen Augenblicksausschnitt eines äußerst dynamischen Geschehens, das durch ständige Arealverschiebungen gekennzeichnet ist. Je weiter wir jedoch das Rad der Geschichte zurückdrehen, desto schwerer wird die exakte Altersdatierung, desto größer werden die Lücken der Fossilüberlieferung und desto schwieriger die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen und damit die Rekonstruktion der Verbreitungsgeschichte. Auch deshalb werden im Kapitel 2.2. die vorzeitlichen Faunen nicht nach tiergeographischen Regionen, sondern nach den einzelnen Kontinenten in chronologischer Folge besprochen. Diese Faunengeschichte der einzelnen Kontinente ist somit nicht identisch mit der im Kapitel 2.3. geschilderten Verbreitungsgeschichte der einzelnen Säugetierordnungen. Allerdings bildeten — gemäß der paläogeographischen Entwicklung — einzelne Kontinente, wie etwa Südamerika und Australien, auch während der Tertiärzeit eigene tiergeographische Regionen. Europa hingegen war zur älteren Tertiärzeit ein Teil der Nearktis.

Im folgenden werden insgesamt fünf Regionen (holarktische, äthiopische, orientalische, neotropische und australische) mit verschiedenen Subregionen (Paläarktis und Nearktis, afrikanische und madagassische, kontinentalaustralische [einschließlich Neuguinea] und neuseeländische) unterschieden. Die Fauna der ozeanischen und der antarktischen (Sub-)Region bleiben hier mangels ganzjährig heimischer Landsäugetiere unberücksichtigt.

Entsprechend der abgestuften Charakterisierbarkeit der verschiedenen Faunenregionen und der Sonderstellung einzelner sei von der australischen Region ausgegangen, wobei hier nur die kennzeichnenden Faunengruppen bzw. -elemente innerhalb der Landsäugetiere genannt seien. Der australischen und der neotropischen Region kommt durch die lange Separation jedoch eine Sonderstellung zu, die ihren Ausdruck in den Namen Notogaea (i. e. S. = Australien, Tasmanien und Neuguinea sowie Ozeanien) und Neogaea (Südamerika) finden, denen die übrigen, meist durch mehr oder weniger breite Übergangsgebiete miteinander verbundenen Regionen als Megagaea (Holarktis = Arctogaea i. e. S., Orientalis und Äthiopis) gegenübergestellt werden können. Orientalis und Äthiopis lassen sich als Palaeotropis zusammenfassen.

### **2.1.2. Die australische Region (Notogaea)**

Die Abgrenzung der australischen Region von der orientalischen erfolgt, wie bereits erwähnt, nicht einheitlich. Dies kommt auch in der verschiedenen Begrenzung im Norden, wie der Huxley-, Wallaceschen, Weberschen und Lydekker-Linie zum Ausdruck, von denen die Wallacesche und die Lydekker-Linie das indo-austrالية Übergangsgebiet (Wallacea) im Westen bzw. Ostén begrenzen. Diese beiden Linien markieren eigentlich nur die Grenzen zwischen den artenreichen „Festlands“- und den verarmten Inselfaunen. Die Webersche Linie entspricht der bestmöglichen Grenzziehung zwischen der orientalischen und der australischen Region, doch wird auch diese Grenze von einzelnen „Inselhüpfern“ vom Westen bzw. Osten überwunden. Schon aus diesem Grund ist es zweckmäßig, die Wallacea als faunistisches Übergangsgebiet gelten zu lassen.



Die im Verbreitungsbild der Säugetiere zum Ausdruck kommende, außerordentlich markante Grenze läßt sich aus der in Zusammenhang mit der Kontinentaldrift verständlichen langen Separation Australiens und Neuguineas von Südostasien erklären. Dadurch konnte erst zur jüngsten Tertiärzeit bzw. während des Quartärs ein Faunaustausch beginnen, der sich jedoch mangels einer direkten Festlandsverbindung nur auf „Inselhüpfer“ beschränkte. Während von Neuguinea her die Beuteltiere sich nach Westen ausbreiteten, gingen die Muriden den umgekehrten Weg, indem sie sogar den australischen Kontinent erreichten (Abb. 30), während andere placentale Säugetiere, wie *Macaca*, *Babyrousa* und *Cervus*, nach Osten über Halmahera-Ceram nicht hinausgelangten. Nur *Paradoxurus* kommt nach SCHILDER auch auf der Aru-Insel vor Neuguinea vor.

Australien wird zwar als der Kontinent der Beuteltiere bezeichnet, doch kommen neben diesem zweifellos dominierenden und formenreich entwickelten Stamm eine größere Zahl placentaler Säugetiere (hauptsächlich Muriden und Fledertiere) und außerdem die merkwürdigen und in vieler Hinsicht altertümlichen Eierleger (Monotremata) vor (Abb. 31). Diese von den übrigen Kontinenten so abweichende Säugetierwelt Australiens, Tasmaniens und Neuguineas hat schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich gezogen und zur Abtrennung als eigene tiergeographische Region geführt.

Die Untergliederung in Subregionen erfolgt nicht einheitlich, doch besteht kein Zweifel, daß Neuseeland eine eigene Subregion bildet. Für den kontinentalen Komplex Tasmanien-Australien-Neuguinea erscheint das von SPENCER erarbeitete Schema in drei Subregionen noch am natürlichsten: die „Bassian“ Subregion mit den sklerophyllen Wäldern im Osten und Süden, die „Eyrean“ von Inneraustralien und die „Torresian“, die im wesentlichen den tropischen Savannen- und Regenwäldern im Norden entspricht.

Neuseeland mit einer sehr altertümlichen und eigenartigen Fauna, von der etliche Arten als „lebende Fossilien“ (z. B. Brückenechse, Urfrosch, Kiwis) gelten, beherbergt als heimische Säugetiere nur Fledermäuse (Fam. Vespertilionidae mit *Chalinolobus*-Arten und die endemischen *Mystacinidae* [Neuseeland-Fledermäuse mit *Mystacinus*]). Die übrigen Säugetiere sind durchwegs vom Menschen eingeführt worden. Landsäugetiere scheinen Neuseeland nie erreicht zu haben.

Die durch Ameisenigel (Fam. Tachyglossidae mit *Tachyglossus*, *Zaglossus*) und Schnabeltiere (Fam. Ornithorhynchidae mit *Ornithorhynchus anatinus*) vertretenen Eierleger sind als endemische Arten ausschließlich auf Australien, Tasmanien und Neuguinea beschränkt. Auch die zahlreichen Beuteltierfamilien (Fam. Dasyuridae, Thylacinidae, Myrmecobiidae, Notoryctidae, Peramelidae, Vombatidae, Phascolarctidae, Phalangeridae und Macropodidae) sind bodenständig und typisch für die australische Region. Nur einzelne Phalangeriden sind ostwärts bis zu den Salomonen und westwärts bis Sulawesi (= Celebes) und Timor verbreitet. Mit *Rhyncholemes* sind die Perameliden bis nach Ceram vorgedrungen.

Zu den auffälligsten Arten innerhalb der Raubbeutler (Dasyuridae und Thylacidae) zählen der heute anscheinend ausgerottete Beutelwolf (*Thylacinus*), ferner Beutelteufel (*Sarcophilus*) und Beutelmarder (*Dasyurus*). Dazu kommt die große

---

Abb. 30. Die australische Region (Notogaea) und die Ausbreitung der Beuteltiere und Nagetiere im jüngsten Känozoikum. Strichiert = 200 m Tiefenlinie. Torres- und Bassbrücke im Pleistozän zwischen Australien und Neuguinea bzw. zwischen Australien und Tasmanien. 1 — *Phalanger*, 2 — *Dendrolagus*, 3 — *Pseudohydromys*, 4 — *Phalanger*, 5 — *Dasyurus*, 6 — *Hydromys*, 7 — *Macrotis*, 8 — *Macropus*, 9 — *Phascolarctos*, 10 — *Vombatus*.

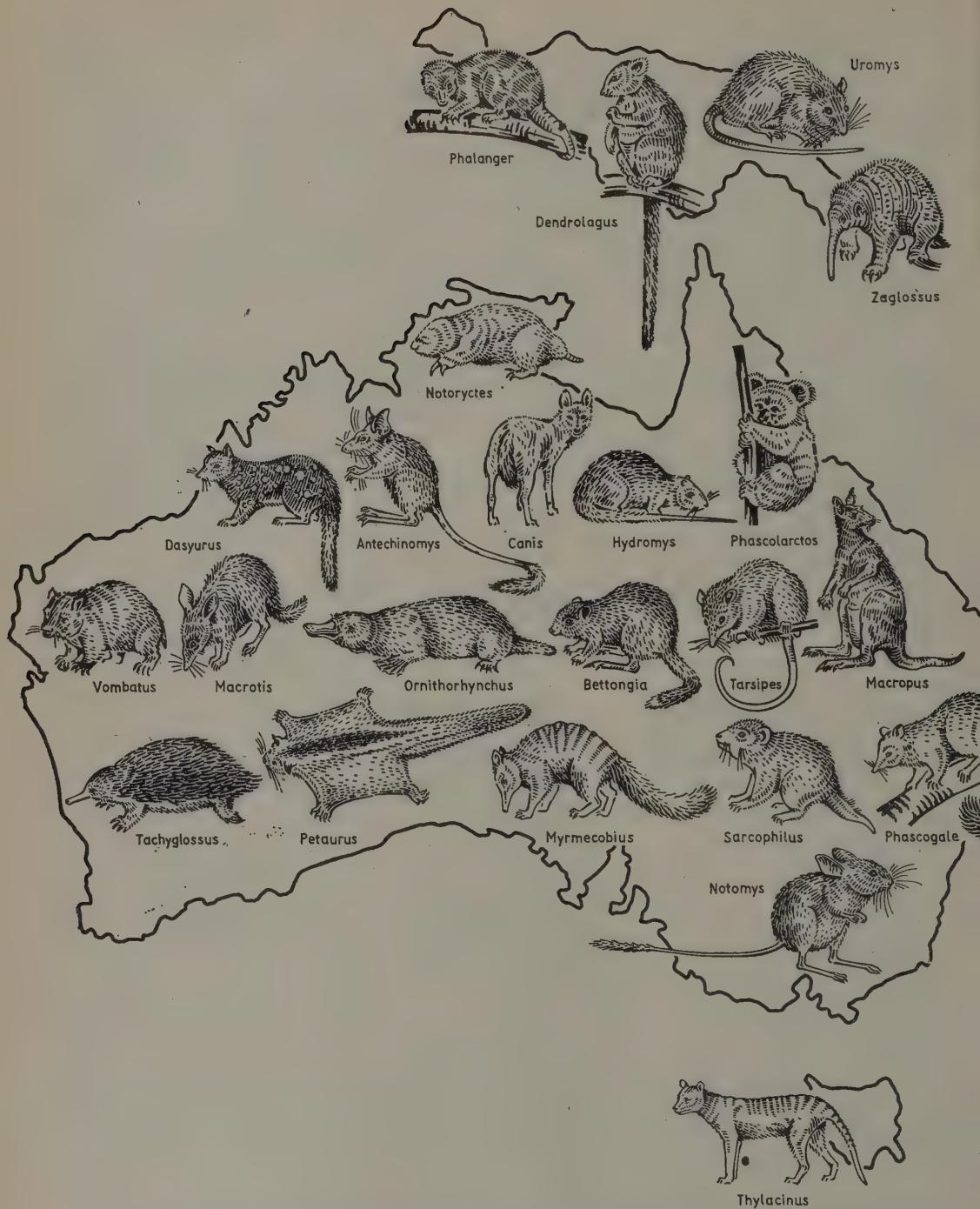


Abb. 31. Die rezenten Landsäugetierfauna der australischen Region. Eierleger und Beuteltiere als Paläoendemiten nach links orientiert, Muriden und Dingo (*Canis*) nach rechts gerichtet. Dingo vom prähistorischen Menschen eingeführt. Nicht maßstäblich verkleinert.

Zahl der Beutelmäuse (Phascogalinae), die habituell entweder an Spitzhörnchen, wie die Gattung *Phascogale*, an echte Mäuse, wie etwa *Antechinus*, oder an Rüsselspringer bzw. Springmäuse, wie *Antechinomys*, erinnern. Die Nasen- oder Dachsbeutler (Peramelidae) sind weitere kennzeichnende Faunenelemente. Sie verdanken ihren Namen der langen Schnauze bzw. der meist grabenden Lebensweise. Manche werden der großen Ohren wegen als Kaninchennasenbeutler (*Macrotis*) bezeichnet, andere wieder wegen ihrer Gliedmaßen als Schweinsfuß (*Chæropus*). Verschiedene altertümliche Formen sind auf Neuguinea beschränkt (vgl. Abb. 47, S. 114).

Mit dem rattengroßen Ameisenbeutler (*Myrmecobius*), der sich hauptsächlich von Ameisen und Termiten ernährt, und dem Beutelmull (*Notoryctes*) als unterirdischem Wühler sind zwei weitere kennzeichnende Faunenelemente erwähnt, die Angehörige eigener Familien bilden. Letzterer ist im Aussehen kaum von den afrikanischen Goldmullen unter den Insektenfressern zu unterscheiden, mit denen er jedoch nicht näher verwandt ist. Die Ähnlichkeiten sind eine reine Konvergenzerscheinung, die in Zusammenhang mit der unterirdischen Lebensweise entstanden ist.

Von den Kletterbeutlern (Phalangeridae) sind in erster Linie die Kusus (*Trichosurus*) und Kuskus (*Phalanger*) zu nennen. Es sind einerseits marderähnliche, andererseits wegen ihrer bedächtigen Kletterweise an Halbaffen (Loris und Pottos) erinnernde Pflanzenfresser. Andere Gattungen, wie etwa *Eudromicia*, *Cercartetus* und *Gymnobelideus* wieder sind schläfer- oder eichhornähnlich, während der auf Nektar und Blütenstaub spezialisierte, sehr kleine Honigbeutler (*Tarsipes*) als Rüsselbeutler bezeichnet werden kann. Unter den Kletterbeutlern finden sich auch Gleitflieger (*Petaurus*, *Acrobates*, *Schoinobates*), die seitliche Flughäute entwickelt haben. Der Koala oder Beutelbär (*Phascolarctos cinereus*) — neben den Känguruhs das wohl bekannteste Beuteltier — ist als einziger Angehöriger der Phascolarctiden ein ausgesprochener Baumbewohner und Nahrungsspezialist. Er ernährt sich nur von Blättern bestimmter Eukalyptus-Arten.

Demgegenüber lassen sich die in Höhlen lebenden Wombats oder Plumpbeutler (Vombatidae mit *Vombatus* und *Lasiorhinus*) am ehesten mit den Murmeltieren der nördlichen Hemisphäre vergleichen. Es sind hochspezialisierte Pflanzenfresser. Bei *Lasiorhinus* sind richtige wurzellose Nagezähne entwickelt.

Innerhalb der Känguruhartigen oder Springbeutler (Macropodidae) zählen die Känguruhs (Macropodinae) zu den bekanntesten Beuteltieren. Es ist eine sehr artenreiche Gruppe, die mit dem Roten Riesenkänguru (*Macropus [Megaleia] rufus*) eine richtige Großform hervorgebracht hat. Die Känguruhs (z. B. *Wallabia*, *Setonix*, *Thylgale*, *Petrogale*, *Dorcopsis*) vertreten in Australien die grasfressenden Huftiere. Sie zeigen interessanterweise auch Ansätze zum Wiederkäuen. Nicht minder bemerkenswert sind die Baumkänguruhs (*Dendrolagus*), die als Bewohner der Urwaldgebiete Nordqueenslands und Neuguineas erst sekundär zu Kletterformen wurden, wie die gesamte Konstruktion und die Kletterweise erkennen lassen. Als ursprüngliche Springbeutler zeigen die Rattenkänguruhs (Potoroinae) manche Anklänge an die Kletterbeutler. Bei diesen meist nur ratten- bis kaninchengroßen Beutlern (*Bettongia*, *Aepyprymnus*) sind die Hinterfüße nur mäßig verlängert. Das Gebiß ist gegenüber den Känguruhs durch die Ausbildung von Kammzähnen deutlich spezialisiert. Das Moschusrattenkänguru (*Hypsiprymnodon moschatus*) als kleinster und in mancher Hinsicht primitivster Springbeutler wird verschiedentlich als Angehöriger einer eigenen Unterfamilie (Hypsiprymnodontinae) angesehen.

Die placentalen Säugetiere sind durch Fledertiere (Chiroptera), Mäuseartige (Muridae), „Wildhunde“ (Dingo von Australien und Hallströms Hund von Neuguinea), Kaninchen, (Haus-)Schweine und -Kamele über weite Teile der australischen Region verbreitet. Das Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) ist erst im vorigen Jahrhundert

vom Menschen in Australien eingeführt worden und dort verwildert. Ähnliches gilt auch für die Dromedare, die in der Kolonialzeit nach Australien gebracht wurden, wo ihre verwilderten Nachkommen heute noch leben. Hausschweine sind bei den Eingeborenen Neuguineas verbreitet.

Unter den Chiropteren sind es Flughunde (Megachiroptera) mit echten Flughunden (Pteropidae: U-Fam. Pteropinae mit *Pteralopex* auf den Salomonen sowie *Pteropus*-, *Rousettus*- und *Dobsonia*-Arten), Langzungen-Flughunden (Macroglossinae mit *Melonycteris*, *Nesonycteris* [auf den Salomonen], *Notopteris* [Polynesien] und *Syconycteris*-Arten) und den eigentümlichen Röhrennasen-Flughunden (Nyctimeninae mit *Paranyctimene* und *Nyctimene*-Arten) sowie Fledermäuse (Microchiroptera). Diese sind durch Hufeisennasen (Rhinolophidae und Hipposideridae mit *Rhinolophus*- und *Hipposideros*-Arten sowie *Rhinonicteris aurontia*), Glattnasen (Vespertilionidae mit *Miniopterus* und *Nyctophilus*-Arten), durch Bulldogg-Fledermäuse (Molossidae mit *Tadarida*), Emballonuridae (mit *Taphozous*) und Großblattnasen (Megadermatidae mit *Macroderma*) vertreten. Die australische Gespensterfledermaus (*Macroderma gigas*) aus West- und Nordaustralien ist als größte Fledermausart Australiens die einzige fleischfressende Form. Sie ist neben *Rhinonicteris* die einzige endemische Fledermaus-Gattung der australischen Region. Die Fledertiere zeigen nach SIMPSON eine wesentlich größere Mannigfaltigkeit als die Nagetiere, die nur durch die Mäuseartigen (Muridae) nachgewiesen sind. Abgesehen von endemischen Formen zeigen manche Fledermausarten Beziehungen zu indischen, europäischen und auch afrikanischen Formen. Obwohl weniger mannigfaltig entwickelt, ist die Zahl der Endemismen mit drei Gattungen unter den Megachiropteren höher als bei den Fledermäusen. Nach SIMPSON ist deshalb anzunehmen, daß die Flughunde etwas früher in diese Region gelangten als die Fledermäuse. Es können jedoch auch die freien ökologischen Nischen für eine unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit verantwortlich sein.

Die ausschließlich durch Muriden vertretenen Nagetiere sind gleichfalls durch eine Reihe endemischer Arten und Gattungen (*Hyomys*, *Conilurus*, *Mesembryomys*, *Pseudomys*, *Uromys*, *Leggada*, *Notomys*, *Hydromys*) nachgewiesen. Es sind neben echten Ratten (*Rattus assimilis*) maus- und rattenähnliche Formen, deren Ähnlichkeit mit echten Mäusen (z. B. *Pseudomys*) und Ratten (z. B. *Uromys*) durchaus nicht auf direkten verwandtschaftlichen Beziehungen beruht. Viele Muriden Neuguineas und Australiens zeigen enge Beziehungen zu den südostasiatischen Formen. Sie haben möglicherweise in zwei zeitlich getrennten Einwanderungen die australische Region erreicht. So liegt der Schwerpunkt der Hydromyinen auf den Philippinen bzw. Neuguinea (*Hydromys*, *Crossomys*, *Leptomys* und *Pseudohydromys*). Die einheimischen australischen Ratten (*Pseudomyinae*) haben verschiedene Lebensformtypen entwickelt, die außer den schon genannten auch wühlmaus- (*Mastacomys*), springmaus- (*Notomys*), hörnchen- (*Mesembryomys*) und kaninchenähnliche Typen (*Leporillus*) umfassen. *Hydromys chrysogaster* als Vertreter der Hydromyinae zeigt richtige Anpassungen an eine aquatische Lebensweise (vgl. Abb. 7).

Von den meeresbewohnenden Säugetieren seien nur die Seekühe (Dugongidae) und die Robben (Pinnipedia) erwähnt. Der an den Küsten des Indischen Ozeans und im westlichen Pazifik verbreitete Dugong (*Dugong* [= „*Halicore*“] *dugon*) kommt in einer eigenen Unterart vor Nordaustralien und um Neuguinea und die Salomonen vor. Die Robben sind durch Ohrenrobben (Otariidae) und Seehunde (Phocidae) vertreten. Von ersteren sind Pelzrobben (*Arctocephalus forsteri*) und Seelöwen (*Neophoca cinerea* und *Phocarctos hookeri*) an der australischen Südküste bzw. Neuseelands verbreitet. Von den Seehunden oder Hundsrobben gelangt nur der antarktische Krabbenfresser (*Lobodon carcinophagus*) mit Treibeis bis zu den Küsten Australiens und Neuseelands, und auch der südliche See-Elefant (*Mirounga leonina*) ist nur durch Einzel-

tiere vor Tasmanien und Neuseeland zu beobachten. Das Verbreitungsgebiet der See-Elefanten ist als zirumantarktisch zu bezeichnen mit Wurfplätzen auf mehreren subantarktischen Inseln (z. B. Macquarie-Insel, Kerguelen, Falkland-Inseln).

### 2.1.3. Die neotropische Region (Neotropis)

Die neotropische Region umfaßt Süd- und Zentralamerika sowie Westindien. Wie bereits oben erwähnt, bildet Mittelamerika gegenwärtig jedoch faunistisch eher ein Übergangsgebiet zur Nearktis.

Die neotropische Säugetierfauna erhält ihr besonderes Gepräge nicht nur durch zahlreiche endemische Elemente, sondern durch eine Reihe bodenständiger Gruppen (Marsupialia, Xenarthra, Platyrrhini und Caviomorpha) (Abb. 32 und 33). Unter den Beuteltieren (Marsupialia) sind die Beutelratten und Opossummäuse mit zahlreichen Gattungen und Arten vertreten. Innerhalb der Beutelratten (Didelphidae) herrschen Kletterformen, wie *Didelphis*, *Marmosa*, *Caluromys*, *Metachirus* und *Monodelphis* vor, andere sind an eine semiaquatische Lebensweise angepaßt (*Lutreolina crassicaudata*, *Chironectes minimus*). Die Didelphiden sind mit Ausnahme des Nordopossum (*Didelphis marsupialis*)\*, das gegenwärtig bis nach Südkanada verbreitet ist, auf die neotropische Region beschränkt, jedoch dort von Südmexiko bis Argentinien verbreitet. Demgegenüber kommen die Opossummäuse (Caenolestidae) nur auf Reliktstandorten in den Gebirgswäldern der Anden vor. Die drei Arten sind die letzten Überlebenden einer zur Tertiärzeit in Südamerika formen- und artenreich entwickelten Beutlergruppe. Die rezenten Arten werden zu drei verschiedenen Gattungen (*Caenolestes*, *Rhyncholestes* und *Lestoros* [= „*Orolestes*“]) gestellt. Es sind alttümliche Beuteltiere.

Die nicht minder kennzeichnenden Zahnarmen (Xenarthra) sind durch Gürteltiere, Faultiere und Ameisenfresser vertreten. Die Gürteltiere (Dasypodidae) sind mit Ausnahme der Gattung *Dasypus*, die mit *D. novemcinctus* seit der Mitte des 19. Jahrhunderts auch die südliche Nearktis (z. B. Texas, Oklahoma, Louisiana, Florida) erreicht hat, durchwegs endemische Gattungen (*Euphractus*, *Priodontes*, *Cabassous*, *Tolypeutes*, *Chlamyphorus* und *Burmeisteria*). Ihre Körpergröße reicht von den maulwurfsgroßen subterrani lebenden Gürtelmullen (*Chlamyphorus* und *Burmeisteria*) bis zum Riesengürteltier (*Priodontes giganteus*) mit einer Gesamtlänge von 1,5 m. Es sind Angehörige einer alten, zur Tertiär- und Quartärzeit viel formenreicher entfalteten Säugetiergruppe.

Die Ameisenfresser (Myrmecophagidae) sind durch den großen Ameisenfresser (*Myrmecophaga jubata*), durch den halb so großen Tamandua (*Tamandua tetradactyla*) und den etwa eichhorngroßen Zwergameisenbär (*Cyclopes didactylus*) vertreten, von denen ersterer ausschließlich Boden-, letzterer ein reiner Baumbewohner ist, während der Tamandua teils auf Bäumen, teils am Boden lebt. Die beiden letztgenannten Arten sind Anpassungsformen an zeitweise überflutete Waldgebiete, wie es in ähnlicher Weise für die Faultiere (Bradypodidae) zutrifft. Die heutigen Faultiere (*Bradypus* und *Choloepus*) sind im Gegensatz zu ihren bodenbewohnenden fossilen Verwandten ausgesprochen arboricole Formen mit zahlreichen Anpassungsscheinungen an das Baumleben. Wie die Ameisenfresser sind sie gegenwärtig auf die neotropische Region beschränkt, jedoch — entsprechend dem Klima und der Vegetation — sämtlich nicht nur in Süd-, sondern auch in Zentralamerika heimisch.

Dies gilt auch für die Breitnasen- oder Neuweltaffen (Platyrrhini) mit den Krallenäffchen und den Kapuzineraffenartigen oder Greifschwanzaffen. Sie haben im Gegen-

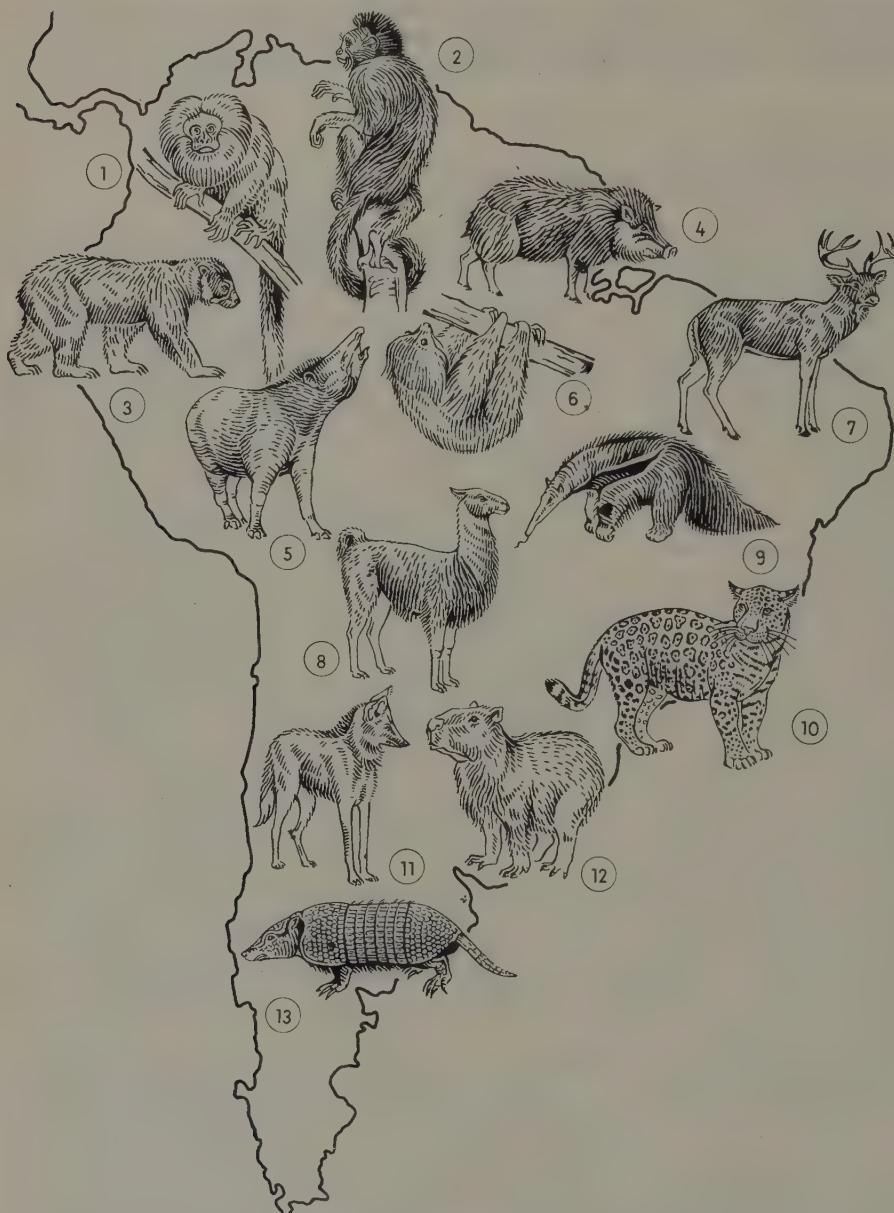


Abb. 32. Wichtige rezente Landsäugetiere Südamerikas I. Autochthone Elemente nach links, allochthone nach rechts gerichtet. 1 — *Leontideus*, 2 — *Cebus*, 3 — *Tremarctos*, 4 — *Tayassu*, 5 — *Tapirus*, 6 — *Choloepus*, 7 — *Odocoileus*, 8 — *Lama*, 9 — *Myrmecophaga*, 10 — *Panthera*, 11 — *Chrysocyon*, 12 — *Hydrochoerus*, 13 — *Dasyurus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

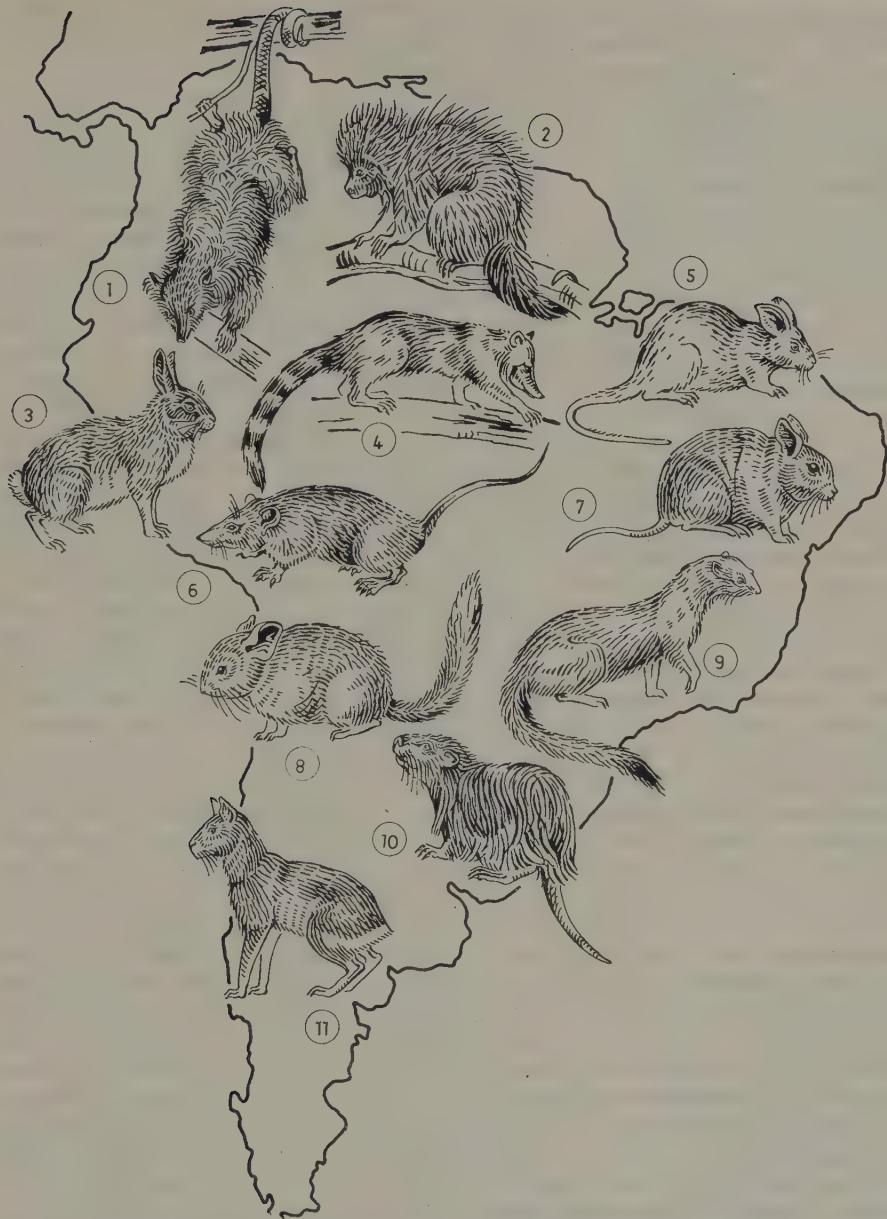


Abb. 33. Wichtige rezente Landsäugetiere Südamerikas II. Autochthone Elemente nach links, allochthone nach rechts ausgerichtet. 1 — *Didelphis*, 2 — *Coendou*, 3 — *Sylvilagus*, 4 — *Nasua*, 5 — *Phyllotis*, 6 — *Caenolestes*, 7 — *Reithrodontomys*, 8 — *Chinchilla*, 9 — *Tayra*, 10 — *Myocastor*, 11 — *Dolichotis*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

satz zu den altweltlichen Schmalnasenaffen (Catarrhini) keine einzige Bodenform hervorgebracht. Die Krallenäffchen (Callithrichidae = „Hapalidae“) erinnern im Aussehen entfernt an Eichhörnchen, deren ökologische Rolle und deren Lebensraum sie auch weitgehend einnehmen. Es sind durchwegs kleine, etwa ratten- bis etwas über eichhorngroße Arten, die verschiedenen Gattungen (*Callithrix*, *Leontideus*, *Saguinus*, *Oedipomidas* und *Callimico*; letztere wird verschiedentlich als Angehöriger einer eigenen Familie angesehen) angehören. Die wesentlich formenreicheren Kapuzinerartigen (Cebidae) haben recht unterschiedliche Typen hervorgebracht, von denen die meisten einen Roll- oder Greifschwanz besitzen, der bei den spezialisiertesten Formen (*Ateles* und *Lagothrix*) als fünfte Extremität dient und an der Unterseite mit einem nackten Hautfleck mit Sinnesleisten versehen ist. Dies ist ein weiterer bemerkenswerter Unterschied gegenüber den Altweltaffen, von denen keiner ein Greifschwanzträger ist. Sonstige Unterschiede sind vor allem im Gebiß ausgeprägt, das stets drei Prämolaren pro Kieferhälfte besitzt. Unter den insgesamt zehn Gattungen mit mehr als 30 Arten ist der Nachtaffe (*Aotes trivirgatus*) die einzige nächtlich lebende Form. Er zählt zu den urtümlichsten Neuweltaffen mit dichtbehaartem, nicht greiffähigem Schwanz. Die übrigen Kapuzinerartigen lassen sich in die Kapuzineraffen (Cebinae mit *Cebus* und *Saimiri*), die Sakiaffen (Pitheciinae mit *Pithecia*, *Chiropotes* und die eigenartigen Uakaris, Gattung *Cacajao*, die als einzige Neuweltaffen einen verkürzten Schwanz besitzen), die Brüllaffen (*Alouattinae* mit *Alouatta* [= „*Mycetes*“], die neben den Spinnen- und Klammeraffen zu den größten Affen der Neotropis zählen) und die Klammerschwanzaffen (Atelinae mit *Lagothrix*, *Brachyteles* und *Ateles*) einteilen. Die Klammerschwanzaffen sind richtige Hangelkletterer und gleichen dadurch in ihren Gliedmaßenproportionen den altweltlichen Gibbons. Der Daumen ist verkleinert oder ganz rückgebildet (*Ateles*). Die in mehreren Arten vorkommenden Klammeraffen (*Ateles*) sind mit *Ateles geoffroyi* auch in Zentralamerika heimisch. Alle Klammerschwanzaffen sind ausgesprochene Urwaldformen.

Die Nagetiere sind mit den neuweltlichen Stachelschweinartigen oder Caviomorphen (einschließlich der Erethizontiden) mit zahlreichen Familien fast ausschließlich auf die neotropische Region beschränkt. Nur die Greifstachler (Erethizontidae) sind mit *Erethizon* auch in der Nearktis heimisch. Es lassen sich mehrere Gruppen unterscheiden, deren Formenfülle von rattenähnlichen Formen (Octodontidae) bis zu den riesigen Wasserschweinen (Hydrochoeridae mit *Hydrochoerus hydrochaeris*), von ausschließlich bodenbewohnenden (Cavioidea, Chinchilloidea und Dinomyoidea) bis zu baumlebenden (Erethizontidae) und zu schwimmenden Formen (Myocastoridae mit *Myocastor coypus*, dem Sumpfbiber) reicht. Sie haben damit auch Lebensräume besetzt, die außerhalb der neotropischen Region von Antilopen und Hasenartigen besiedelt werden. Innerhalb der artenreichen Gruppe der Octodontidae sind die Trugratten (Octodontidae) mit *Octodon*, *Octodontomys* und *Octomys* und der Grabanpassungen zeigenden Gattung *Spalacopus*, die Stachelratten (Echimyidae) mit *Proechimys*, *Echimys*, *Dactylomys* usw., die Kammratten (Ctenomyidae) mit *Ctenomys knighti* und die Chinchillaratten (Abrocomidae) mit *Abrocoma* sowie die Baum- oder Ferkelratten (Capromyidae) mit *Capromys*, *Geocapromys* und den erst in historischer Zeit ausgerotteten Zagutis (*Plagiodontia*) zu unterscheiden. Die Capromyiden sind auf die Antillen beschränkt. Einzelne sind richtige Baumbewohner. Die Chinchillas (Chinchillidae) hingegen sind in Kolonien lebende Bewohner der Pampa (*Lagostomus* und *Lagidium*) bzw. der felsigen Hänge der Anden (*Chinchilla*). Von den Cavioidea, die verschiedene Lebensräume besiedelt haben, seien — abgesehen von den Hydrochoeriden — die Caviidae mit den Meerschweinchen (*Cavia*, *Kerodon*, *Galea* und *Microcavia*) und Maras (*Dolichotis*) sowie die Agutis (Dasyproctidae) mit *Cuniculus* und *Dasyprocta* als wichtigste Gattungen erwähnt. Die Dinomyoidea sind gegen-

wärtig nur mehr durch eine einzige Art, die Pakarana (*Dinomys branickii*) in den Anden vertreten. Die letzte Gruppe der südamerikanischen Stachelschweinartigen bilden die Baumstachler (Erethizontidae), die mit *Chaetomys*, *Echinoprocta* und *Coendou* über weite Teile Süd- und Mittelamerikas verbreitet sind.

Eine zweite Nagetiergruppe sind die Neuweltmäuse (Cricetidae: Phyllotinae mit den Hesperomyini), die entsprechend dem Fehlen echter Mäuse (Muridae) und auch der Wühlmäuse (Arvicolidae) in der neotropischen Region eine große Artenfülle entwickelt haben. Sie sind mit Ausnahme des eigentlichen Amazonasbeckens über ganz Südamerika und das südliche Zentralamerika verbreitet und kommen von Feuerland bis zu den Hängen der Anden vor. Sie haben grabende, semi-aquatische und kletternde Formen hervorgebracht und finden sich in offenen Trockengebieten bzw. in den Anden ebenso wie in Wäldern. Als wichtigste Gattungen seien *Hesperomys*, *Phyllotis*, *Reithrodont*, *Chinchillula*, *Andinomys*, *Sigmodon*, *Calomys*, *Eligmodontia*, *Ichthyomys* und *Oxymycterus* genannt, von denen letztere als Fisch- bzw. Insektenfresser besonders bemerkenswert sind.

Von den übrigen Nagern sind die Taschenratten (Geomyidae) mit *Pappogeomys*, *Orthogeomys* und *Macrogeomys*, die vor allem in Mittelamerika heimisch sind, und die Taschenmäuse (Heteromyidae) zu nennen, unter denen *Liomys* und *Heteromys* mit verschiedenen Arten in Zentral- und im nördlichen Südamerika (Kolumbien, Ekuador und Venezuela) nachgewiesen sind. Demgegenüber treten die Hörnchen (Sciuridae) mit den Sciurini (*Sciurus*, *Microsciurus* und *Sciurillus*) weitgehend zurück. Die für die Nearktis typischen Nager, wie Stummelschwanzhörnchen (*Aplodontia*), Biber (*Castor*), Hüpfmäuse (Zapodidae) und Wühlmäuse (Arvicolidae), fehlen völlig.

Die Hasenartigen (Lagomorpha) sind nur durch zwei Gattungen (*Lepus* und *Sylvilagus*) vertreten. Letztere kommt in weiten Teilen der Neotropis mit Ausnahme des südlichen Südamerika vor. Die Insektenfresser sind mit den Schlitzrüsslern (Solenodontidae mit *Solenodon*) auf die Großen Antillen beschränkt, während Spitzmäuse (Soricidae) mit einzelnen *Sorex*-, *Notiosorex*- und *Cryptotis*-Arten auch in Zentralamerika bzw. mit letzteren auch im nordwestlichen Südamerika (Kolumbien, Venezuela und Ekuador) vorkommen. *Cryptotis* ist zweifellos ein ganz junger Einwanderer in Südamerika. Die Nesophontiden der Großen Antillen sind mit *Nesophontes* im Holozän ausgestorben. Die beiden rezenten *Solenodon*-Arten von Kuba und Haiti sind richtige insulare Großformen.

Die Fledertiere (Chiroptera) sind nur durch Fledermäuse (Microchiroptera) vertreten, unter denen mehrere endemische Familien (Desmodontidae, Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae und Noctilionidae) bekannt sind. Die echten Vampire (Desmodontidae) mit *Desmodus*, *Diaemus* und *Diphylla*, die Trichterohren (Natalidae) mit *Natalus*, die Furipteriden mit *Furipterus*, die neuweltlichen Haftscheibenfledermäuse (Thyropteridae) mit *Thyroptera* und die Hasenmäuler (Noctilionidae) mit *Noctilio* sind artenarme Fledermausfamilien, die alle auf die tropischen Gebiete der Neotropis beschränkt sind. Auch die überaus artenreichen Blattnasen (Phyllostomatidae) umfassen mit ganz wenigen Ausnahmen (*Choeronycteris* nördlich bis Arizona) neotropische Formen (*Chilonycetes*, *Macrophyllum*, *Phyllostomus*, *Vampyrum*, *Tonatia*, *Glossophaga*, *Lonchophylla*, *Carollia*, *Sturnira*, *Brachyphylla*, *Chiroderma*, *Artibeus*, *Centurio*, *Phyllonycteris*). Endemische Gattungen sind außerdem von den Glattnasen-Freischwänzen (Emballonuridae), wie etwa *Saccopteryx*, *Drepanycteris* und *Diclidurus*, den Glattnasen (Vespertilionidae) mit *Histiotus*, *Rhogeessa*, *Baeodon* und *Tomopeas* und den Bulldogg-Fledermäusen (Molossidae) mit *Molossops* und *Promops* bekannt. Bemerkenswert ist das Fehlen der Hufeisennasen (Rhinolophidae), der Rundblattnasen (Hipposideridae) und der Großblattnasen oder Klaffmäuler (Megadermatidae), die in der Alten Welt zahlreiche tropische Arten stellen.

Die Paarhufer (Artiodactyla) werden durch die Lamas (Camelidae) mit dem Guanoko (*Lama guanicoë*) und dem Vikugna (*L. vicugna*) als Wilformen, die Hirsche (Cervidae) mit dem Sumpfhirsch (*Odocoileus dichotomus*), dem Pampashirsch (*O. [Blastocerus] bezoarticus*), den Andenhirschen (*Hippocamelus*), Spießhirschen (*Mazama*) und den Pudus (*Pudu*) sowie die Nabelschweine (Tayassuidae) vertreten. Von diesen sind das Weißbartpekari (*Tayassu „albirostris“ = pecari*) und *Catagonus wagneri* völlig auf die Neotropis beschränkt, während das Halsbandpekari (*Dicotyles tajacu*) die Grenze zur Nearktis geringfügig überschreitet. Die Hirsche selbst sind von Mexiko bis nach Süd-Patagonien (*Mazama* und *Pudu*) verbreitet, das Vikugna ist als Gebirgsform auf das zentrale Andenhochland beschränkt, während das Guanoko als Bewohner von Trockengebieten von den trockenen Andenhöhtälern bis Süd-Patagonien und Feuerland vorkommt.

Die Unpaarhufer (Perissodactyla) sind nur durch die Tapire (*Tapirus*) vertreten, deren nächste Verwandte gegenwärtig in Südostasien leben. Man unterscheidet drei Arten, von denen *Tapirus (Elasmognathus) bairdi* auf Zentralamerika und das angrenzende Kolumbien und der Anden- oder Bergtapir (*T. [Tapirella] roulini = pinchaque*) als Gebirgsform auf die Anden des nordwestlichen Südamerika beschränkt sind, während der Flachlandtapir (*Tapirus terrestris*) in den Tieflandgebieten von Kolumbien und Venezuela südwärts bis nach Paraguay und Rio Grande do Sul in Brasilien verbreitet ist. Nashörner und Einhufer fehlen der heutigen neotropischen Fauna ebenso wie etwa Antilopen, Wildrinder, Giraffen und Gabelböcke.

Unter den Raubtieren (Carnivora) kommen zahlreiche endemische Gattungen und Arten vor. Die Marderartigen (Mustelidae) sind durch einzelne Stinktierarten (Mephitinae mit *Conepatus semistriatus*, *C. rex* und *C. humboldti*), durch die marderartige Tayra (*Eira barbata*) und die wieselähnlichen Grisons (*Galictis*) sowie den Riesenotter (*Pteronura brasiliensis*) vertreten. Die Kleinbären (Procyonidae) stellen mit den Nasen- (*Nasua*) und Wickelbären (*Potos*) sowie den Olingos oder Makibären (*Bassaricyon*) rein neotropische Gattungen, mit dem mittelamerikanischen Katzenfrett (*Bassariscus sumichrasti*) und dem Krabbenwaschbär (*Procyon cancrivorus*) endemische Arten. Die Bären (Ursidae) sind nur durch den Brillenbär (*Tremarctos ornatus*) vertreten, den einzigen Überlebenden der neuweltlichen Kurzschnauzenbären (Tremarctinae). Er kommt als hochalpine Art in den Anden von Venezuela bis Bolivien bzw. Chile vor. Demgegenüber haben die südamerikanischen „Schakalfüchse“ mit zehn Arten, die als Angehörige von sechs Gattungen klassifiziert werden, eine beachtliche Formenfülle aufzuweisen. In ihrem Aussehen teils an echte Füchse, teils an Schakale erinnernd, besteht zu diesen keine nähere Verwandtschaft. LANGGUTH unterscheidet zwei Gruppen, die Waldfüchse mit *Cerdocyon*, *Atelocynus* und *Speothos* und die Camposfüchse, die einer jüngeren Einwanderungswelle angehören. Zu diesen zählen *Dusicyon*, *Lycalopex* und *Chrysocyon brachyurus*, der Mähnenwolf, ist als Bewohner des Trockenbuschwaldes und der Savannen ein hochläufiger Wildhund, während der ausgesprochen kurzbeinige Waldhund (*Speothos venaticus*) als wasserliebende Art, die in Rudeln jagt, in den Wäldern heimisch ist. Diese beiden Arten bilden die Extremformen unter den südamerikanischen Wildhunden. Als neuweltliche, von Südkanada bis Venezuela verbreitete Art muß noch der Graufuchs (*Urocyon cinereoargenteus*) genannt werden.

Auch die Katzenartigen (Felidae) sind durch mehrere endemische Formen vertreten. Während die Ozelots oder Pardelkatzen („Gattung“ *Leopardus*) geringfügig die Nordgrenze der neotropischen Region überschreiten, sind die Pampaskatzen (*Lynchailurus*), die Bergkatze (*Oreailurus jacobita*) und die marderähnliche Wieselkatze (*Herpailurus yagouaroundi*) auf Südamerika selbst beschränkt. Die „Großkatzen“

mit Jaguar (*Panthera onca*) und Puma (*Felis concolor*) sind hingegen auch in Zentral- und Nordamerika heimisch.

Unter den Wasserbewohnern sind sowohl Seekühe (Sirenia) mit den Trichechidae (= „Manatidae“) als auch Wale (Cetacea) zu nennen. Erstere sind durch das südamerikanische Manati (*Trichechus inunguis*) auf das Orinoko- und das Amazonasgebiet und durch *Tr. m. manatus* auf die Küstengebiete von Westindien bis Guyana beschränkt. Die Wale sind z. T. durch reine Flussbewohner, wie die Flussdelphine (Platanistidae = Susuidae) mit dem Amazonas-Delphin (*Inia geoffrensis*) und die Brackwasserdelphine (Stenidae bzw. Steninae innerhalb der Delphinidae) mit der Art *Sotalia fluviatilis* vertreten, die beide im Amazonasbecken heimisch sind. Demgegenüber sind die Flussdelphine mit dem La-Plata-Delphin (*Pontoporia [= „Stenodelphis“] blainvilliei*) und die Brackwasserdelphine mit dem Guyana-Delphin (*Sotalia guianensis*) eigentlich Küstenbewohner, welche an den Küsten Südamerikas von der Orinokomündung im Norden bis weit über den La Plata im Süden vorkommen und nur in den Bereich von Flussmündungen eindringen. Die ausschließlich meeresbewohnenden Wale sind hier nicht berücksichtigt.



Abb. 34. „Wander“wege von Landsäugetieren nach Südamerika. Beuteltiere (Marsupialia), Xenarthra, Urhuftiere (Condylartha) und ihre Abkömmlinge als kreidezeitliche bzw. ältesttertiäre Einwanderer aus Nordamerika, Neuweltaffen (Platyrhini) und caviomorphe Nagetiere als alttertiäre Immigranten (per Drift) aus (?) Afrika und die übrigen Säugetiere als plio-pleistozäne Einwanderer aus Nord- und Zentralamerika.

Von den Robben sind aus der neotropischen Region keine Süßwasserformen bekannt. Unter den Seehunden (Phociden) ist bestenfalls die wahrscheinlich ausgerottete Karibische Mönchsrobbe (*Monachus tropicalis*), die einst von den Bahamas bis in den Golf von Mexiko verbreitet war, als neotropisches Element zu bezeichnen, da sowohl der südliche See-Elefant (*Mirounga leonina*) als auch die Südrobben (Lobodontinae) eine notopelagische Verbreitung im Sinne von SCLATER besitzen. *Mirounga leonina* hat die Wurfplätze im südlichen Südamerika (Feuerland, Patagonien) und auf den Falkland-Inseln sowie auf den meisten subantarktischen Inseln (Südgeorgien, Süd-Orkney, Crozet, Kerguelen, Macquarie-Insel), geht jedoch mit dem kalten Humboldtstrom längs der Westküste Südamerikas weiter nach Norden. Die zirkumantarktischen Lobodontinen erreichen mit dem Seeleopard (*Hydrurga leptonyx*), der Weddellrobbe (*Leptonychotes weddelli*) und dem Krabbenfresser (*Lobodon carcinophagus*) nur gelegentlich die Falkland-Inseln bzw. die südlichen Küstengewässer des südamerikanischen Kontinents.

Demgegenüber sind die Ohrenrobben (Otariidae) mit den Mähnenrobben (*Otaria byronia*) und den Pelzrobben (*Arctocephalus*) an den Küsten Südamerikas von den Galapagos-Inseln (*Arctocephalus galapagoensis*) rund um Kap Horn bis zur La-Plata-Mündung und den Falkland-Inseln beheimatet. Auch die Seelöwen sind mit dem Galapagos-Seelöwen (*Zalophus californicus wollebacki*) auf den Galapagos-Inseln vertreten.

Auf Abb. 34 sind die vermutlichen Wanderwege der Landsäugetiere Südamerikas dargestellt, die mit den Paläoendemiten (Marsupialia, Xenarthra, Condylarthra u. a. primitive Huftiere) bereits im frühen Alt-Tertiär und mit den Neoendemiten (Platyrhini, Caviomorpha) seit dem Alt-Oligozän in Südamerika heimisch waren. Die übrigen Säugetiergruppen (Insektenfresser, hamster- und hörnchenartige Nagetiere, Raubtiere, Hasenartige, Paarhufer, Unpaarhufer und Rüsseltiere) sind junge (plio-pleistozäne) Immigranten.

#### 2.1.4. Die Nearktis

Die Nearktis umfaßt den nordamerikanischen Kontinent einschließlich der zentralen hochgelegenen Teile von Mexiko, die arktische Inselwelt samt Grönland im Nordosten und die Aléuten im Nordwesten. Die Antillen sind Teil der Neotropis. Auf die Problematik der Grenze zur neotropischen Region wurde bereits oben hingewiesen.

Faunistisch sind die nächsten Beziehungen zur Paläarktis vorhanden (Abb. 35), die sich u. a. in dem Anteil der gemeinsamen Arten und Gattungen widerspiegeln. Deshalb können die Nearktis und die Paläarktis — wie bereits oben ausgeführt — nur als Subregionen der holarktischen Region angesehen werden, die dementsprechend als Gesamtheit aller nichttropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre zu definieren ist. Enge Beziehungen zwischen Nearktis und Paläarktis bestehen auch innerhalb der übrigen Wirbeltiere und unter den Wirbellosen. Sie werden durch floristische Übereinstimmungen und Affinitäten bestätigt und ergeben sich aus dem erdgeschichtlichen Geschehen. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die faunistischen Beziehungen zwischen Elementen der Waldregion (Taiga und Mischwaldformationen) größer sind als zwischen jenen der Steppen- und Wüstengebiete. Sie widerspiegeln das Alter der Trennung, das entsprechend der Klimaverschlechterung zur Tertiärzeit für die niedrigeren Breiten höher ist als für die höheren.

Da im folgenden Abschnitt die Geschichte der Säugetierfamilien getrennt für die einzelnen Kontinente geschildert wird, erscheint eine gesonderte Besprechung der nearktischen und paläarktischen Säugetierfauna angebracht, obwohl damit gewisse

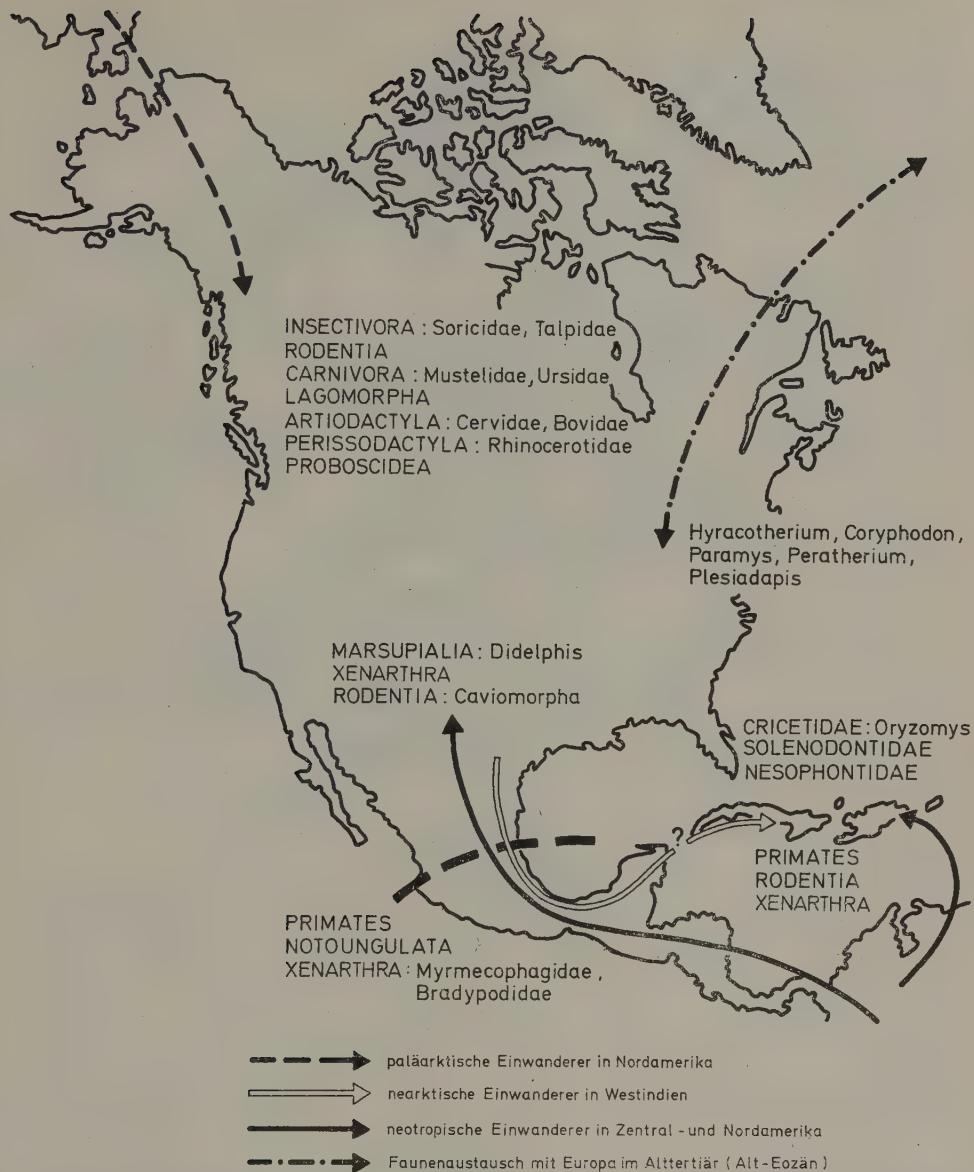


Abb. 35. Die Landsäugetierfaunen Nord- und Mittelamerikas und ihre Herkunft. Beachte gemeinsame Elemente mit Europa (z. B. *Hyracotherium*, *Plesiadapis* im Paleozän und Alt-Eozän) als Hinweis auf die de Geer-Route.



Abb. 36. Wichtige rezente Landsäugetiere der Nearktis I. Allochthone Elemente nach links orientiert. Anordnung der Figuren entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 — *Canis*, 2 — *Ovibos*, 3 — *Cervus*, 4 — *Oreamnos*, 5 — *Taxidea*, 6 — *Rangifer*, 7 — *Ovis*, 8 — *Bison*, 9 — *Odocoileus*, 10 — *Ursus*, 11 — *Antilocapra*, 12 — *Lynx*, 13 — *Dicotyles*, 14 — *Mephitis*, 15 — *Procyon*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

terminologische Schwierigkeiten verbunden sind, indem manche für die Holarktis autochthonen Elemente in der Nearktis als allochthon zu bezeichnen sind (z. B. *Ursus*, *Cervus*, *Ovis*).

Kennzeichnende faunistische Züge sind weniger durch das endemische Vorkommen höherer systematischer Einheiten gegeben, als vielmehr durch einzelne endemische Arten (Abb. 36). Die einzigen endemischen Säugetierfamilien sind gegenwärtig die Gabelböcke (Antilocapriden) und die Stummelschwanzhörnchen (Aplodontidae). Die noch im ausgehenden Tertiär nearktisch verbreiteten Cameliden, Tayassuiden, Procyoniden, Heteromyiden und Geomyiden sind heute auch in der neotropischen Region heimisch.

Die Gabelböcke sind gegenwärtig mit einer einzigen Art (*Antilocapra americana*) von Südkanada bis Nordmexiko verbreitet. Die südliche Verbreitungsgrenze fällt praktisch mit jener der Nearktis zusammen. Die übrigen Paarhufer sind meist Angehörige holarktisch verbreiteter Arten- oder „Rassen“kreise, wie Bison (*Bison bison*), Elch (*Alces alces*), Wapiti (*Cervus elaphus canadensis*), Dickhornschafe (*Ovis canadensis* und *O. dalli*) und Rentier (*Rangifer tarandus*). Einige gehören endemischen Arten bzw. Gattungen an, wie Schneeziege (*Oreamnos americanus*), Moschusochse (*Ovibos moschatus*) und Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*). Andere wieder sind auch in der neotropischen Region heimisch (*Odocoileus virginianus*, *Dicotyles tajacu*).

Für die Raubtiere (Carnivora) gilt ähnliches. Neben zwei endemischen Gattungen (*Taxidea* und *Enhydra*) sind es vorwiegend endemische Arten, wie Schwarzbär (*Ursus americanus*), Fichten- (*Martes americana*) und Fischer-Marder (*M. pennanti*), Mink (*M. vison*), Streifenskunk (*Mephitis mephitis*), Fischotter (*Lutra canadensis*), Kitfuchse (*Vulpes velox* und *V. macrotis*), Insel-Graufuchs (*Urocyon littoralis*) und Rotluchs (*Felis [Lynx] rufa*) sowie holarktisch bzw. zirkumpolar verbreitete Arten mit den Braunbären (*Ursus arctos*), Vielfraß (*Gulo gulo*), Wolf (*Canis lupus*), Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Wiesel (*Mustela nivalis*) und Hermelin (*Mustela erminea*), Luchs (*Felis [Lynx] lynx*), Eisbär (*Ursus maritimus*) und Eisfuchs (*Alopex lagopus*). Dazu kommen rein neuweltliche Arten, wie Puma (*Felis concolor*) und Jaguar (*Panthera onca*) und nearktische, deren Verbreitung bis Zentralamerika reicht, wie es etwa für den Kojoten (*Canis latrans*), Graufuchs (*Urocyon cinereoargenteus*), Waschbär (*Procyon lotor*), Katzenfrett (*Bassaris astutus*), Langschwanzwiesel (*Mustela frenata*) und Stinktiere (*Mephitis macroura*, *Spilogale putorius* und *Conepatus leuconotus*) zutrifft. Einzelne neotropische Elemente überschreiten die Südgrenze der Nearktis: Ozelot (*Leopardus pardalis*) und Nasenbär (*Nasua narica*).

Von den Zahnmarmen (Xenarthra) kommt nur das Neunbindengürteltier (*Dasyurus novemcinctus*) auch in der südlichen Nearktis vor. Die Hasenartigen (Lagomorpha) sind sowohl durch endemische Arten (z. B. *Lepus americanus*, *L. californicus*, *Sylvilagus palustris*, *S. [Brachylagus] idahoensis*<sup>1)</sup>) als auch durch Angehörige holarktischer Formen (z. B. *Ochotona*, *Lepus timidus*) sowie durch neuweltlich verbreitete Arten (*Sylvilagus floridanus*) vertreten.

Unter den überaus zahlreichen Nagetieren (Rodentia; Abb. 37) sind nur die Stummelschwanzhörnchen (Aplodontidae) mit dem auf Bereiche der nordwestlichen Pazifikküstenregion beschränkten „Bergbiber“ (*Aplodontia rufa*) endemisch. Endemische Gattungen finden sich unter den Hörnchenartigen (Sciuridae) mit den Prärieguhunden (*Cynomys*), den Rothörnchen (*Tamiasciurus*) und den Chipmunks (*Tamias*),

<sup>1)</sup> *Sylvilagus idahoensis* wird zusammen mit *S. bachmani* verschiedentlich als eigene Gattung *Microlagus* abgetrennt.



Abb. 37. Wichtige rezente Landsäugetiere der Nearktis II. Neotropische Elemente nach links orientiert. Anordnung entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 — *Castor*, 2 — *Ochotonota*, 3 — *Peromyscus*, 4 — *Dicrostonyx*, 5 — *Erethizon*, 6 — *Ondatra*, 7 — *Zapus*, 8 — *Apodemus*, 9 — *Geomys*, 10 — *Condylura*, 11 — *Didelphis*, 12 — *Dipodomys*, 13 — *Glaucostomys*, 14 — *Cryptotis*, 15 — *Sylvilagus*, 16 — *Dasypus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

den Taschenratten (Geomysidae) mit *Geomys* und *Thomomys*, den Taschenmäusen (Heteromyidae) mit den eigentlichen Taschenmäusen (*Perognathus*) und den Känguruuhmäusen (*Dipodomys* und *Microdipodops*), den Hüpfmäusen (Zapodidae) mit *Zapus* und *Napaeozapus*, ferner den Wühlmäusen (Arvicolidae) mit der Bisamratte (*Ondatra*), den Lemmingmäusen (*Synaptomys*), der Florida-Wasserratte (*Neofiber*) und den Fichtenmäusen (*Phenacomys*) sowie unter den Baumstachlern (Erethizontidae) mit *Erethizon*. Endemische Arten sind zahlreich innerhalb der verschiedenen Familien nachgewiesen. Bemerkenswert ist das Vorkommen zahlreicher holarktischer Gattungen bzw. Arten, wie etwa der Biber (*Castor fiber*)\* unter den Castoriden, Marmeltiere (*Marmota*), Hörnchen (*Sciurus*) und Ziesel (*Citellus*) bei den Sciuriden, Feld- (*Microtus*) und Rötelmäuse (*Clethrionomys*), Steppen- (*Lagurus*)\*, Berg- (*Lemmus*) und Halsbandlemminge (*Dicrostonyx*) sowie Kleinwühlmäuse (*Pitymys*) innerhalb der Wühlmäuse. Dokumentieren diese die nahen Beziehungen zur Paläarktis, so zeigen die Neuweltmäuse (Hesperomyini) jene zur Neotropis auf. Tiergeographisch bemerkenswert sind diese Beziehungen besonders bei Steppen- und Halbwüstenformen, wie sie etwa für sonorische bzw. transkaukasische Elemente zutreffen, da deren Trennung weiter zurückliegt als etwa jene von Waldformen oder gar subarktischen Elementen. Von den zahlreichen der Nearktis und Neotropis gemeinsamen Gattungen der Hesperomyini seien hier nur die wichtigsten, wie *Oryzomys*, *Reithrodontomys*, *Peromyscus*, *Sigmodon* und *Neotoma* genannt.

Die Beuteltiere (Marsupialia) sind nur durch die Beutelratte (*Didelphis marsupialis*)\* vertreten. Sie ist ein neotropisches Element, das sich in den letzten Jahrzehnten weit nach Norden ausgebreitet und in jüngster Zeit auch die Grenze nach Kanada überschritten hat.

Die Insektenfresser (Insectivora) kommen mit den Spitzmäusen (Soricidae) und Maulwürfen (Talpidae) in zahlreichen Arten vor. Neben etlichen endemischen (Unter-) Arten, wie *Sorex cinereus*, *S. alaskanus*, *S. jacksoni*, *S. ornatus*, *Cryptotis parva*, *Notiosorex crawfordi crawfordi* haben sich auch endemische Gattungen (Soricidae: *Microsorex*, *Blarina*; Talpidae: *Neurotrichus*, *Parascalops*, *Scapanus*, *Scalopus* und *Condylura*) entwickelt. Wiederum sind die Beziehungen zur Paläarktis deutlich.

Von den nur durch Fledermäuse (Microchiroptera) vertretenen Fledertieren (Chiroptera) sind die weltweit verbreiteten Glattnasen (Vespertilionidae) durch etliche endemische Gattungen (*Lasionycteris*, *Corynorhinus*, *Euderma* und *Antrozous*) und endemische Arten der Genera *Myotis*, *Pipistrellus* und *Dasypterus* nachgewiesen. Von den neotropischen Blattnasen (Phyllostomatidae) ist *Macrotus californicus* die einzige nearktische Art. Die Bulldogg-Fledermäuse (Molossidae) sind nur mit einzelnen Unterarten der Gattungen *Tadarida* und *Eumops* in der Nearktis heimisch. Die rein tropischen Fledermäuse (Desmodontidae, Natalidae, Furipteridae und Thyropteridae) fehlen ebenso wie die nur altweltlich verbreiteten Hufeisennasen (Rhinolophidae) und Rundblattnasen (Hipposideridae).

Von den Seekühen (Sirenia) bewohnen nur die *Manatis* (Trichechidae) mit *Trichechus manatus latirostris* die Nearktis im Bereich der Küste bzw. Küstenflüsse der südöstlichen USA.

Die Robben sind durch Angehörige sämtlicher Familien vertreten. Von den Walrossen (Odobenidae) ist das pazifische Walroß (*Odobenus rosmarus divergens*) im Bereich der Beringstraße, das atlantische Walroß (*O. r. rosmarus*) an der arktischen Küste Nordamerikas bis Grönland verbreitet. Die Ohrenrobben (Otariidae) kommen längs der Pazifikküste bis nach Südkalifornien vor, die Seehunde (Phocidae) sind — abgesehen von der tropischen Mönchsrobbe (*Monachus tropicalis*), die einst im Golf von Mexiko verbreitet war — längs der arktischen, nordatlantischen und pazifischen Küstenregion bis Niederkalifornien anzutreffen.

Die Seelöwen sind mit dem Stellerschen Seelöwen (*Eumetopias jubata*) im nördlicheren Pazifik von Britisch Kolumbien bis Mexiko (Las Tres Marias Inseln), mit dem kalifornischen Seelöwen (*Zalophus californianus*) längs der Küste des südlichen Nordpazifik bis Niederkalifornien heimisch. Der nördliche Seebär (*Callorhinus ursinus*) zeigt eine ähnliche Verbreitung wie der Stellersche Seelöwe, geht jedoch nördlich bis Alaska. Auf der Guadelupe-Insel vor Niederkalifornien trifft der nördlichste Vertreter der südlichen Seebären (*Arctocephalus philippii townsendi*) sowohl mit *Zalophus californianus* als auch mit dem nördlichen See-Elefanten (*Mirounga angustirostris*) zusammen. Unter den übrigen Phociden sind die Barrobbe (*Eriognathus barbatus*) auf die Gewässer der Arktis, die Kegelrobbe (*Halichoerus grypus*) und die Klappmütze (*Cystophora cristata*) auf den Nordatlantik beschränkt, während Sattel- (*Pagophilus groenlandicus*) und Ringelrobbe (*Phoca hispida*) sowie der gewöhnliche Seehund (*Phoca vitulina*) auch die Küstenregionen des nördlichen Pazifiks in verschiedenen Unterarten besiedeln. *Phoca vitulina* kommt überdies — ähnlich wie *Phoca hispida* in Eurasien — auch in Süßwasserseen (*Ph. vitulina mellonae* im Upper Seal Lake, Quebec) vor. Die Bandrobbe (*Phoca [Histriophoca] fasciata*) bewohnt als seltenste Art nur den nördlichsten Pazifik (St. Lawrence-Insel bis Ochotsk-Meer).

Tiergeographisch erscheint auch das Fehlen folgender Säugetierordnungen bemerkenswert: Eierleger, Rüsselspringer, Spitzhörnchen, Primaten, Riesengleiter, Schuppentiere, Erdferkel, Unpaarhufer (die Mustangs sind verwilderte Hauspferde), Schliefer und Rüsseltiere. Zudem fehlen auch noch verschiedene Säugetiergruppen wie die Igel unter den Insektenfressern, Flughunde und Hufeisennasen als Fledertiere, Ameisenfresser und Faultiere unter den Zahnharmen, Schläfer, Stachelschweine, echte Mäuse und Hamster unter den Nagetieren, Schleichkatzen und Hyänen als Raubtiere, echte Schweine, Flußpferde, Giraffen, Kamelartige sowie Antilopen und Gazellen als Paarhufer, doch trifft dies, wie noch gezeigt werden soll, vielfach nicht für die vorzeitlichen Faunen zu.

### 2.1.5. Die Paläarktis

Die Paläarktis entspricht dem nichttropischen Teil der Alten Welt und umfaßt ganz Eurasien (einschließlich Island, Spitzbergen, Novaya Zemlya, die Neusibirischen Inseln und Japan) mit Ausnahme von Südasien und Teilen der arabischen Halbinsel. Auch Nordafrika gehört zur Paläarktis. Die Grenze gegenüber der Paläotropis ist zumeist gut ausgeprägt und, wie bereits oben ausgeführt, teilweise erdgeschichtlich sehr jung. Sie wird im Westen durch weitgehend lebensfeindliche Wüstengebiete, im Osten durch für Tier und Pflanze kaum überwindliche Gebirgsketten gebildet und ist zugleich eine klimatische Grenze. Lediglich im äußersten Osten, in China, ist eine exakte Grenze gegenüber der orientalischen Region nicht zu ziehen. Hier ist faunistisch eine Art Übergangsgebiet vorhanden, das bereits in der wechselnden Zuordnung einzelner Faunenelemente zu den jeweiligen Faunenregionen zum Ausdruck kommt (z. B. *Ailurus*, *Ailuropoda*).

Die Paläarktis bildet wie die Nearktis nur ein Teilgebiet der Holarktis. Sie umfaßt wie diese alle Bereiche von der arktischen bis zur subtropischen Klimazone, von der Meeresküste bis zum Hochgebirge, von der Tundra und Wüste bis zum Urwald. Auf die trotz der gegenwärtigen Trennung durch den Atlantik und die Beringstraße bestehenden engen faunistischen Beziehungen zur Nearktis wurde bereits mehrfach hingewiesen (Abb. 38).

Der Anteil endemischer Gruppen innerhalb der Paläarktis ist trotz der arten- und formenreichen Säugetierfauna nur sehr gering. Als endemische Familien sind nur die Blindmäuse (Spalacidae), die Salzkrautbilche (Seleviniidae) und praktisch auch die

Springmäuse (Dipodidae; nur *Jaculus* überschreitet die Grenze zur äthiopischen Region) unter den Nagern zu nennen. Der Anteil an niedrigeren endemischen Taxa ist bedeutend größer. Endemische Unterfamilien bilden die Bisamrüssler (Desmaninae) mit *Desmana* (einschließlich *Galemys*), die Altweltmaulwürfe (Talpinae) mit *Talpa* (einschl. *Mogera*) und die Ohrenspitzmaus-Maulwürfe (Uropsilinae) mit *Uropsilus* als Talpidae unter den Insektenfressern, die eigentlichen Bilche (Glirinae) mit *Glis*, *Muscardinus*, *Eliomys*, *Dryomys*, *Glirulus* und *Myomimus* als Gliridae, die Streifen-Hüpfmäuse (Sicistinae) mit *Sicista* als Zapodidae unter den Nagetieren, die Moschus-hirsche (Moschinae) mit *Moschus*, die Wasserhirsche (Hydropotinae) mit *Hydropotes* und die Saiga-Artigen (Saiginae) mit *Pantholops* und *Saiga* als Paarhufer. Zu diesen kommen dann noch verschiedene endemische Gattungsgruppen bzw. Gattungen,

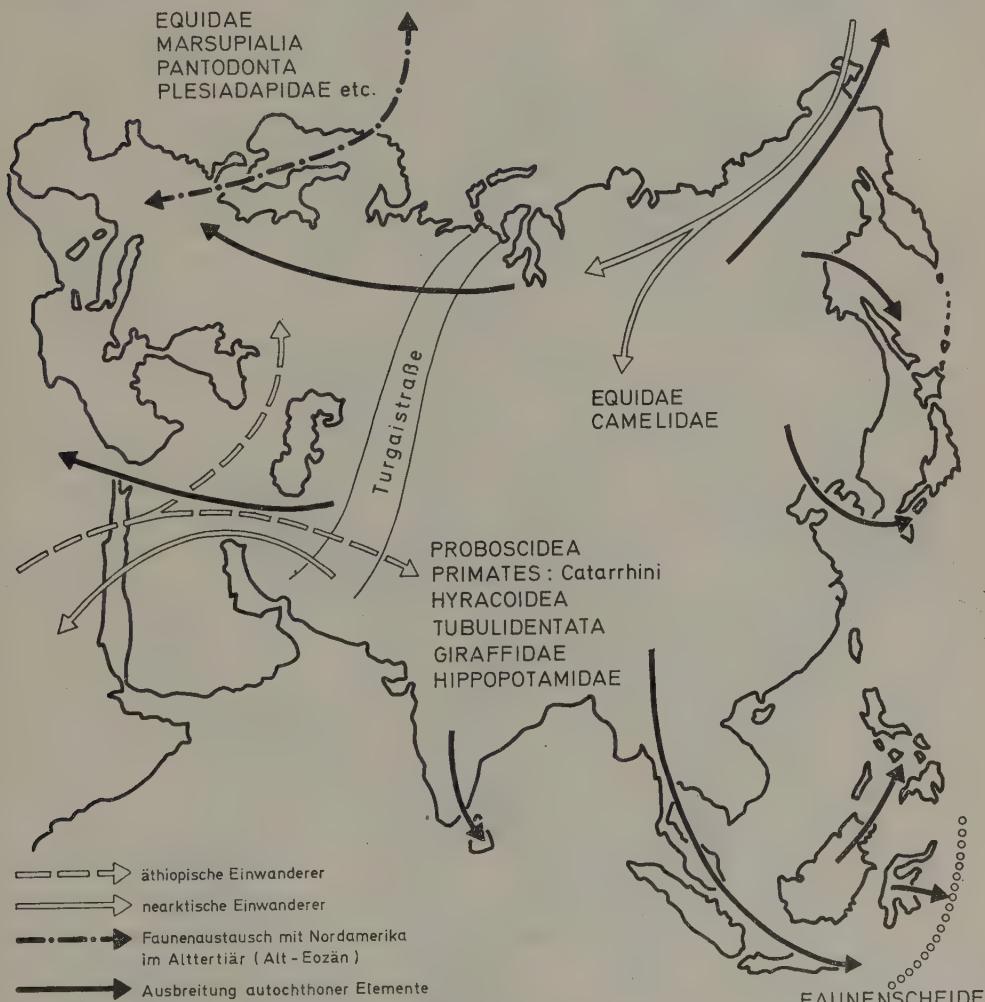


Abb. 38. Wanderwege von Landsäugetieren von und nach Eurasien im Tertiär und Quartär. Wiederholter Faunenaustausch mit Nordamerika über die de Geer-Route und die Beringbrücke sowie mit Afrika. Turgastraße und nördliche Fortsetzung (Obikmeer) als Faunenbarriere zwischen Europa und Asien im älteren Tertiär.

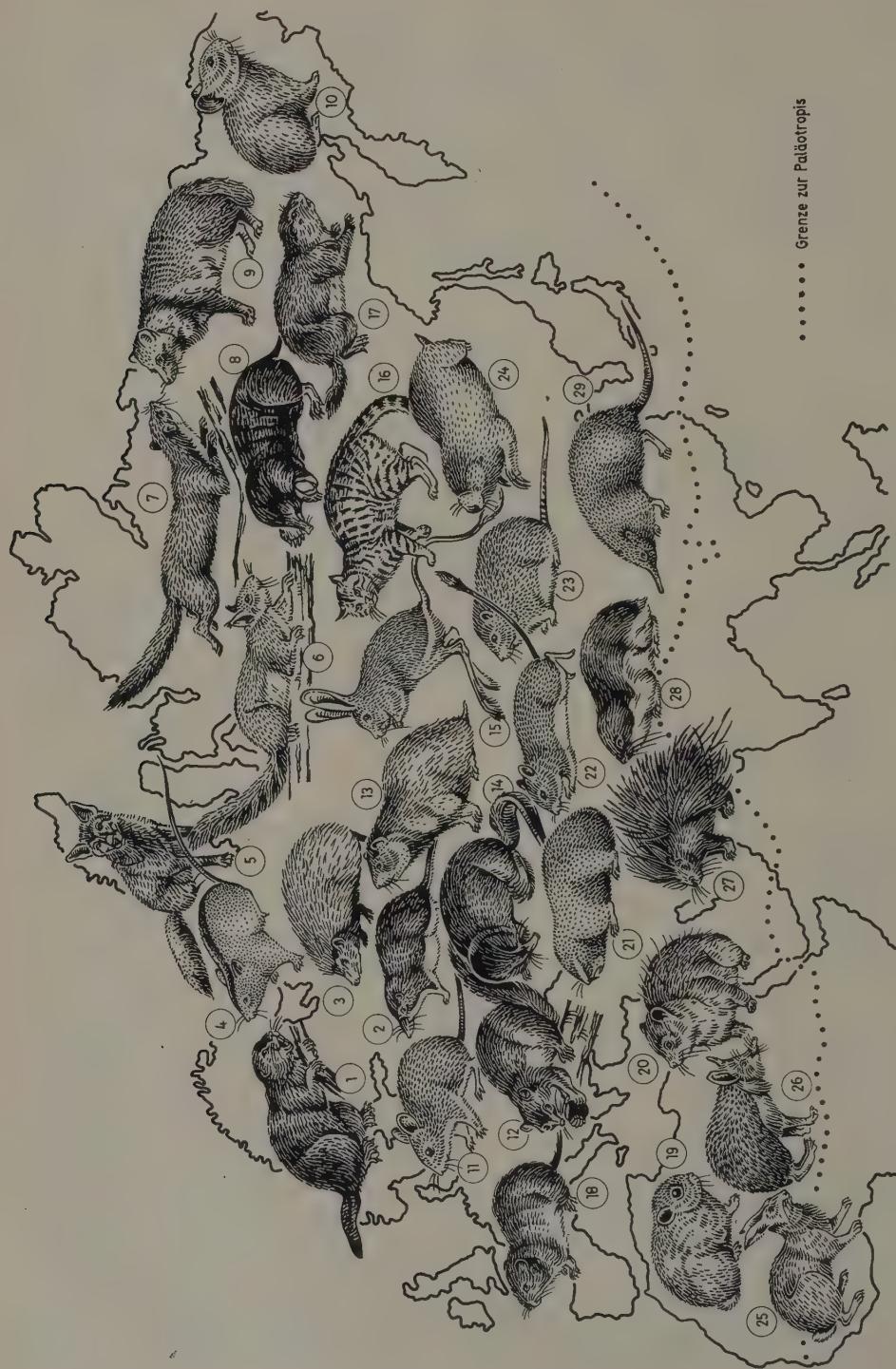


Abb. 39

wie die Blindmulle mit *Myospalax*, die Mull-Lemminge (*Ellobius*), die Rehe (*Capreolus*), Rindergemsen (*Budorcas*) und die Waldziegenantilopen (Naemorhedini) mit Goral (*Naemorhedus*) und Serau (*Capricornis*), die Wildziegen und Steinböcke (*Capra*), Gemsen (*Rupicapra*), echte Wildrinder (*Bos*), Dam- (*Dama*) und Davids-hirsche (*Elaphurus*) sowie das Wildkamel oder Trampeltier (*Camelus*). Auch der Dachs (*Meles*) und Marderhund (*Nyctereutes*) sind rein paläarktische Gattungen (Abb. 39 und 40).

Damit ist zum Ausdruck gebracht, daß der Anteil endemischer Säugetiergruppen nur gering ist, doch ist die Zahl der endemischen Gattungen wesentlich höher als in der Nearktis, mit der die folgenden Einheiten gemeinsam sind: Talpidae, Ochotonidae, Castoridae, Zapodidae, Arvicolidae und Caprinae, ganz zu schweigen von den gemeinsamen Gattungen und Arten, von denen bereits auf S. 90ff. die Rede war.

Einige wenige Gruppen finden sich sonst nur in der äthiopischen Region, wie etwa die Einhufer (Equidae) mit *Equus*, sofern es sich nicht überhaupt um „äthiopische“ Elemente handelt, deren Nordgrenze in die paläarktische Subregion fällt, wie die Kammfinger (Ctenodactylidae) unter den Nagetieren, die Rüsselspringer (Macroscelidea) sowie die Klippschliefer (Procaviidae) als Hyracoidea.

Von den Robben sind die Ohrenrobben (Otariidae) nur im Bereich des Pazifik verbreitet und mit dem nördlichen Seebär (*Callorhinus ursinus*) und dem Stellerschen Seelöwen (*Eumetopias jubata*) an den Küsten des nordwestlichen Pazifik anzutreffen, während der kalifornische Seelöwe (*Zalophus californianus*) auf die japanischen Gewässer beschränkt ist. Die Walrosse (Odobenidae) sind durch alle drei Unterarten (*Odobenus rosmarus rosmarus* an der nordwestsibirischen Küste von der Jenissei-Mündung bis zur Barents-See einschließlich Novaja Zemlya und Spitzbergen, *O. r. laptevi* in der nordsibirischen Laptew-See und *O. r. divergens* im Bereich der Bering-See) vertreten. Eine ähnliche Verbreitung zeigen auch verschiedene Seehundarten, wie etwa der gemeine Seehund (*Phoca vitulina*), die Ringelrobbe (*Ph. hispida*) und die Bartrobbe (*Erignathus barbatus*), während die Sattelrobbe (*Pagophilus groenlandicus*) und Kegelrobbe (*Halichoerus grypus*) auf die Küsten des Nordpolarmeeres, die Bandrobbe (*Histriophoca fasciata*) hingegen auf den nordwestlichen Pazifik beschränkt ist (St. Lawrence-Insel bis Sachalin). Einzelne Seehundarten haben auch hier Süßwasserformen entwickelt, von denen als bekannteste die Ringelrobben im Ladoga- (*Ph. hispida ladogensis*) und Saima-See (*Ph. h. saimensis*), ferner die Kaspirobbe (*Ph. [Pusa] caspica*) im Kaspi- und die Baikalrobbe (*Phoca sibirica*) im Baikalsee genannt seien. Die Herkunft der letzteren wird diskutiert (s. S. 258).

Von den Walen ist eigentlich nur der Flußdelphin *Lipotes vexillifer* vom Yangtsekiang und vom Tungting-See in Hunan (China) als reiner Süßwasserbewohner zu erwähnen. Diese Art ist ein Angehöriger der Platanistiden (= Suidae). Seine nächsten Verwandten sind mit *Platanista* gegenwärtig in der orientalischen Region heimisch.

Für die gegenwärtige Säugetierfauna der Paläarktis ist weiters das Fehlen von Eierlegern, Beuteltieren, Spitzhörnchen, Riesengleitern, Zahnarmen, Schuppentieren, Erdferkeln und Rüsseltieren kennzeichnend.

---

Abb. 39. Wichtige rezente Landsäugetiere der Paläarktis I. Holarktisch verbreitete (Unter-)Gattungen == 1, 5, 6, 7, 10, 17, 18 und 25. Anordnung entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 — *Castor*, 2 — *Neomys*, 3 — *Erinaceus*, 4 — *Sicista*, 5 — *Vulpes*, 6 — *Sciurus*, 7 — *Murtes*, 8 — *Talpa*, 9 — *Nyctereutes*, 10 — *Ochotona*, 11 — *Apodemus*, 12 — *Glis*, 13 — *Cricetus*, 14 — *Desmana*, 15 — *Allactaga*, 16 — *Felis*, 17 — *Marmota*, 18 — *Arvicola*, 19 — *Ctenodactylus*, 20 — *Procavia*, 21 — *Spalax*, 22 — *Meriones*, 23 — *Selevinia*, 24 — *Myospalax*, 25 — *Lepus*, 26 — *Hemiechinus*, 27 — *Hystrix*, 28 — *Ellobius*, 29 — *Uropsilus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

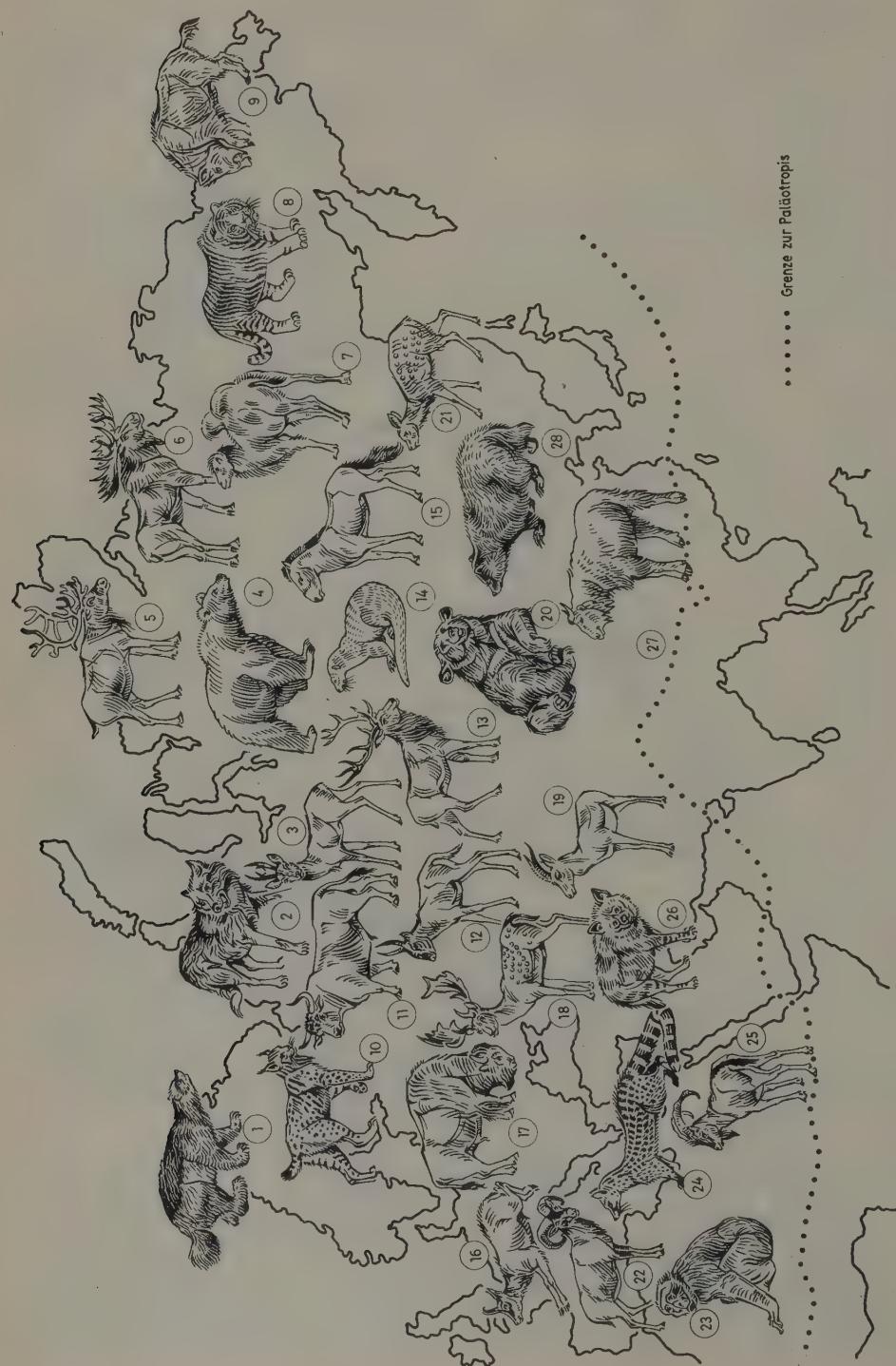


Abb. 40

## 2.1.6. Die äthiopische Region (Äthiopis)

Die äthiopische Region umfaßt den afrikanischen Kontinent bis zum Wüstengürtel, der von der Sahara bis zur arabischen Wüste reicht, ferner Madagaskar und den südöstlichsten Teil der arabischen Halbinsel (Abb. 41). Nach SCLATER und HEILPRIN bildet dagegen der nördliche Wendekreis die Grenze zur Paläarktis. Schon daraus geht hervor, daß die Grenze nicht ganz einheitlich gezogen wird. Große Teile Nordafrikas und der arabischen Halbinsel bilden richtige Übergangsgebiete, was aus der

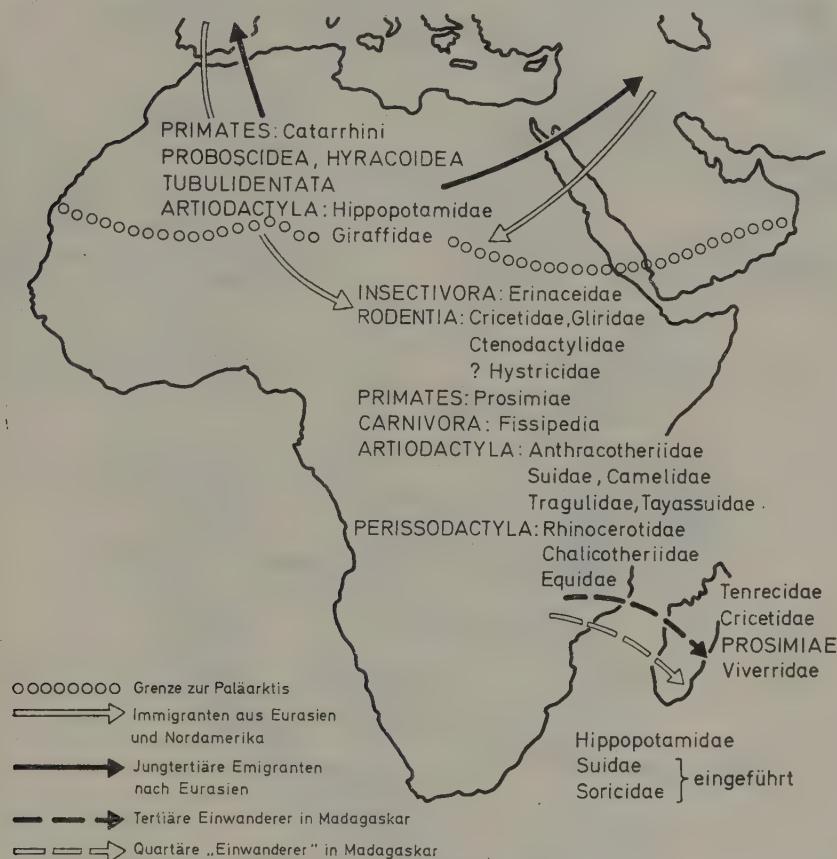


Abb. 41. „Wander“wege von Landsäugetieren von und zur äthiopischen Region im Tertiär und Quartär. Rüsselspringer (Macroscelidea), Altweltaffen (Catarrhini), Rüsseltiere (Proboscidea), Schliefer (Hyracoidea) und Röhrenzähner (Tubulidentata) als autochthone Stämme in Afrika.

Abb. 40. Wichtige rezente Landsäugetiere der Paläarktis II. Holarktische (Unter-)Gattungen = 1, 2, 4, 5, 6, 8, 10, 13, 14, 17, 20 und 22. Anordnung entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 – *Gulo*, 2 – *Canis*, 3 – *Capreolus*, 4 – *Ursus (Ursus)*, 5 – *Rangifer*, 6 – *Alces*, 7 – *Camelus*, 8 – *Panthera*, 9 – *Sus*, 10 – *Lynx*, 11 – *Bos*, 12 – *Saiga*, 13 – *Cervus*, 14 – *Lutra*, 15 – *Equus*, 16 – *Rupicapra*, 17 – *Bison*, 18 – *Cervus (Dama)*, 19 – *Gazella*, 20 – *Ursus (Euarctos)*, 21 – *Moschus*, 22 – *Ovis*, 23 – *Macaca*, 24 – *Genetta*, 25 – *Capra*, 26 – *hyaena*, 27 – *Budorcas*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

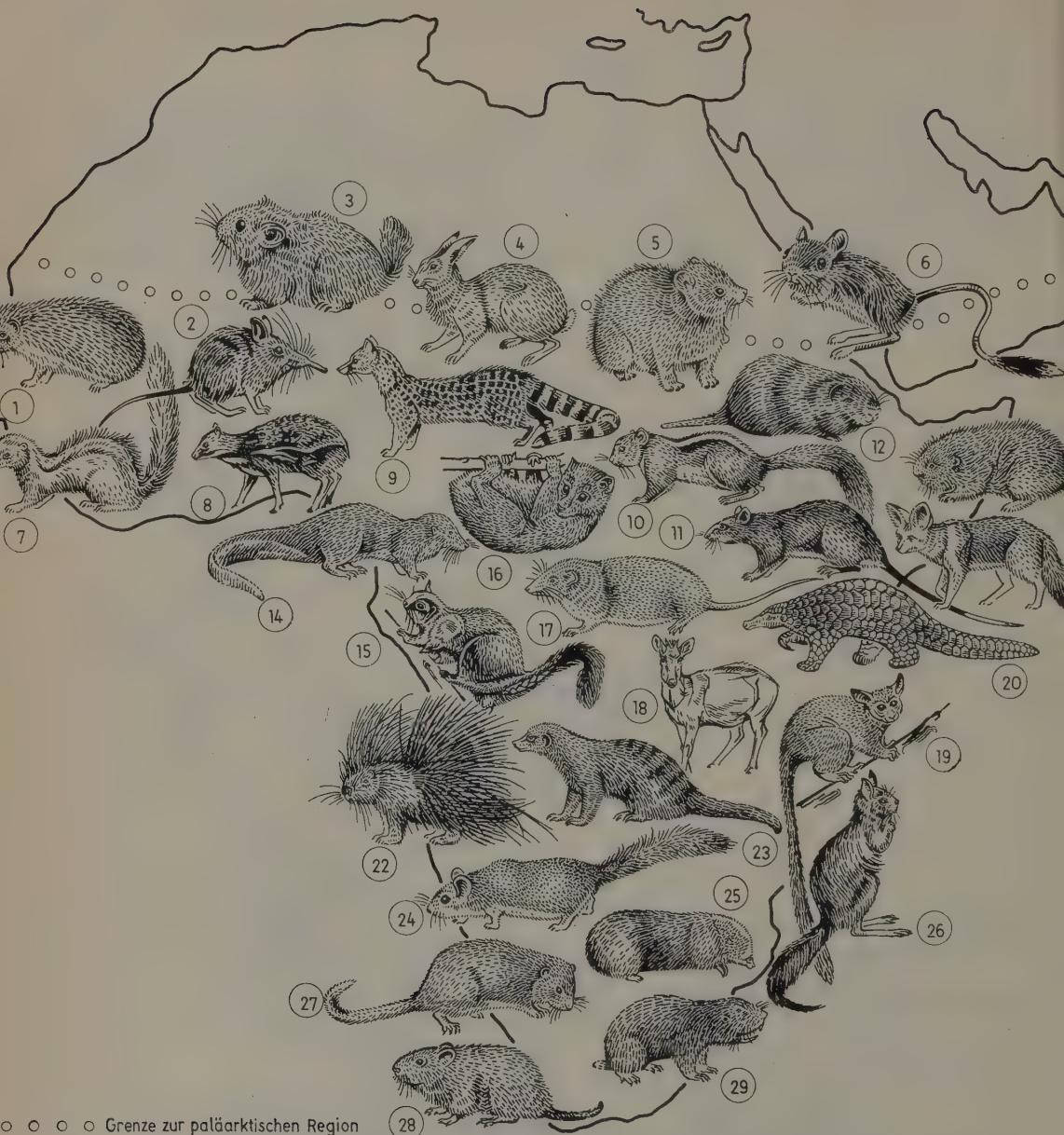


Abb. 42. Wichtige rezente Landsäugetiere der Äthiopis (ohne Madagaskar) I. Paläoendemiten (Macroscelidea, Hyracoidea, Primates, Chryschlorida und Tenrecomorpha sowie Bathyergidae, Pedetidae und Petromuridae) nach rechts gerichtet. Beachte faunistische Beziehungen zur orientalischen Region durch Loris, Schuppentiere, Schleichkatzen, Zwerghirsche, Wurzelratten und Stachelschweine. Anordnung entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 — *Erinaceus*, 2 — *Elephantulus*, 3 — *Massoutiera*, 4 — *Lepus*, 5 — *Procavia*, 6 — *Jaculus*, 7 — *Ictonyx*, 8 — *Hyemoschus*, 9 — *Genetta*, 10 — *Funisciurus*, 11 — *Cricetomys*, 12 — *Thryonomys*, 13 — *Tachyoryctes*, 14 — *Potamogale*, 15 — *Anomalurus*, 16 — *Arctocebus*, 17 — *Scutisorex*, 18 — *Cephalophorus*, 19 — *Galago*, 20 — *Manis*, 21 — *Otocyon*, 22 — *Hystrix*, 23 — *Suricata*, 24 — *Graphiurus*, 25 — *Chryschloris*, 26 — *Pedetes*, 27 — *Petromus*, 28 — *Otomys*, 29 — *Bathyergus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

erdgeschichtlichen Entwicklung verständlich wird. Die Berberei gehört gegenwärtig zweifellos zur Paläarktis. Der Grenzbereich ist klimatisch-ökologisch bedingt und wird einerseits von äthiopischen Elementen (z. B. Rüsselspringer, Schliefer) nordwärts, anderseits von paläarktischen Formen (z. B. Dipodidae) südwärts etwas überschritten. Wegen der Sonderstellung ihrer Säugetierfauna ist die Insel Madagaskar als eigene Subregion zu bewerten. Eine Abtrennung als eigene Region, wie sie etwa von LYDEKKER und ARLDT vorgenommen wurde, ist ebensowenig berechtigt wie die Zuordnung zur orientalischen Region.

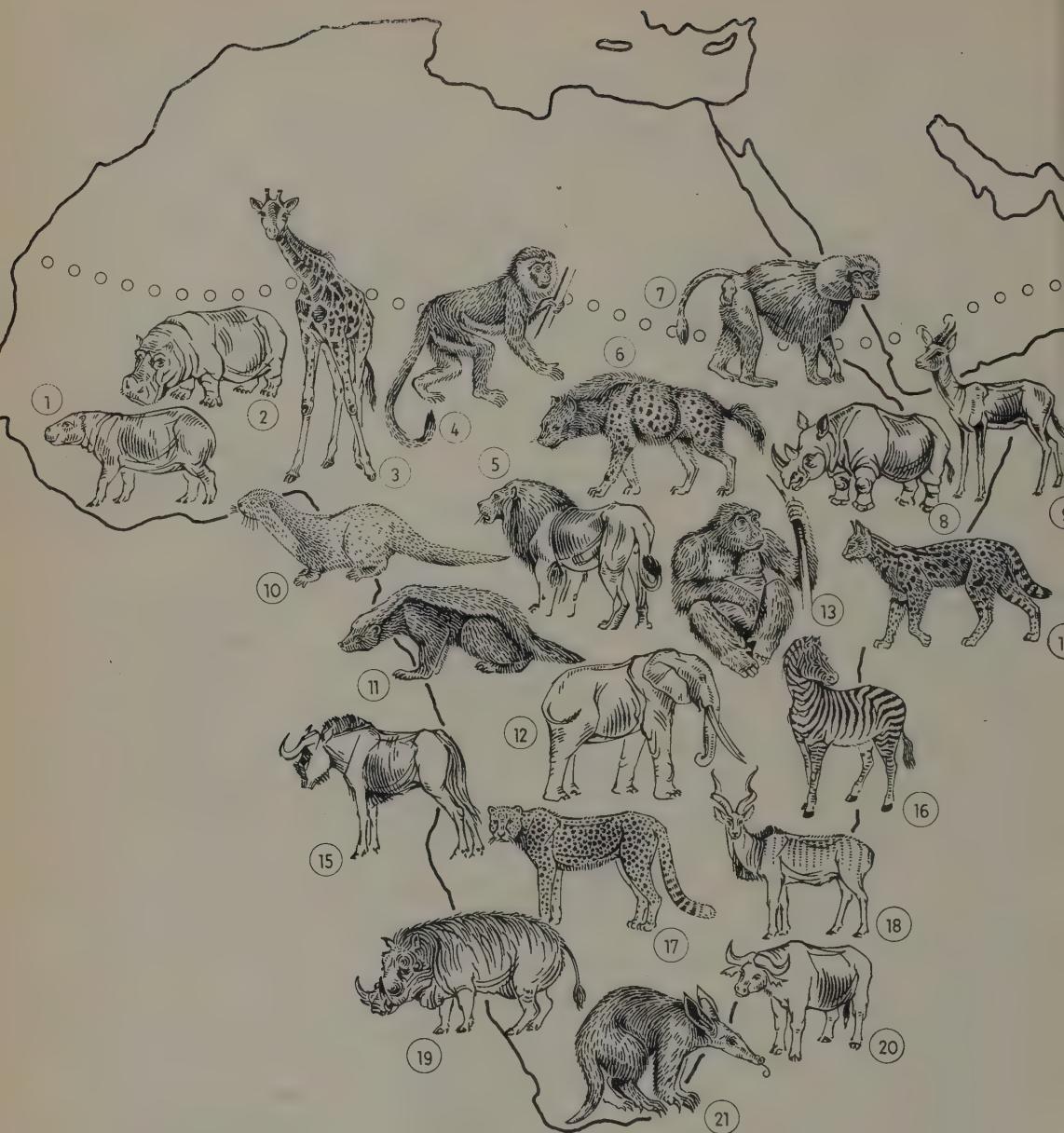
Die äthiopische Region zeigt verschiedene Gemeinsamkeiten mit der orientalischen Region (Abb. 42 und 43). Dies gilt auch für andere Wirbeltiere (z. B. Rhacophoridae, Bucerotidae, Pavoninae), für Wirbellose und für die Flora, weshalb diese beiden tiergeographischen Regionen von den Pflanzengeographen und auch manchen Tiergeographen, wie schon oben erwähnt, als Paläotropis bzw. Mesogaea zusammengefaßt werden.

Diese Gemeinsamkeiten werden aus der paläogeographischen und paläoklimatologischen Geschichte verständlich, doch erscheint vom tiergeographischen Standpunkt aus eine Trennung in eigene Regionen eher gerechtfertigt, wenngleich dadurch das Problem der Herkunft einzelner Gruppen (Entstehung in der orientalischen oder äthiopischen Region) auftritt.

Für die äthiopische Region sind zahlreiche Säugetiergruppen, die von Ordnungen (Tubulidentata, Hyracoidea und Macroscelidea)<sup>1)</sup> über Familien (Tenrecidae, Chrysocloridae, Myzopodidae, Lemuridae, Indriidae, Daubentonidae, Galagidae, Pedetidae, Anomaluridae, Bathyergidae, Thryonomyidae, Petromuridae, Hippopotamidae und Giraffidae) und Unterfamilien bzw. Gattungsgruppen (Epomophorinae, Graphiurinae, Nesomyinae, Lophiomyinae, Dendromurinae, Otomyinae, Galidiinae, Fossini, Euplerini, Cryptoproctinae, Suricatini, Proteinae, Cephalophinae, Tragelaphinae, Hippotraginae, Alcelaphinae, Reduncinae, Neotraginae und Dicerini) bis zu Gattungen reichen, wie *Scutisorex*, *Praesorex* und *Parasorex* als Spitzmäuse (Soricidae), *Mynocteris* und *Megalochirus* als Flughunde, *Coleura* und *Glaucostycteris* als Fledermäuse, *Colobus*, *Cercopithecus*, *Cercocebus*, *Erythrocebus*, *Theropithecus*, *Pan* und *Gorilla* als Affen, *Arctocebus* und *Perodicticus* als Halbaffen, *Pronolagus*, *Poelagus* und *Bunolagus* als Hasenartige, *Myosciurus*, *Mystromys* und *Cricetomys* als Nagetiere, *Otocyon*, *Paraonyx*, *Bdeogale*, *Rhynchogale* und *Crocuta* als Raubtiere, *Hyemoschus*, *Hylochoerus*, *Phacochoerus*, *Aepypterus* und *Syncerus* als Paarhufer sowie *Loxodonta* als Rüsseltiere.

Zu den erwähnten größeren systematischen Einheiten sind noch einige ergänzende Bemerkungen notwendig. Die Tubulidentaten sind nur durch die Erdferkel (*Oryctopus afer*) vertreten, die als hochspezialisierte Termitenfresser dank ihrer Merkmalskombination eine Sonderstellung innerhalb der Säugetiere einnehmen. Sie kommen nur südlich der Sahara vor. Die Schliefer (Hyracoidea) sind durch zwei bzw. drei Gattungen (*Procavia*, *Heterohyrax* und *Dendrohyrax*) vertreten, die im felsigen Gelände ebenso vorkommen wie im Urwald. Die in den Wäldern heimischen Baumschliefer (*Dendrohyrax*) sind sekundäre Waldformen. Die Schliefer sind in weiten Teilen Afrikas heimisch und mit *Procavia* über Ägypten bis nach Israel und den Libanon verbreitet. Die im Aussehen etwas an spitzköpfige Springmäuse erinnernden Rüsselspringer (Macroscelidea) sind mit Ausnahme von *Elephantulus rozeti* (Marokko bis Tripolitanien) auf Afrika südlich der Sahara beschränkt. Es werden vier Gattungen (*Macroscelides*, *Elephantulus*, *Petrodomus* und *Rhynchocyon*) unterschieden.

<sup>1)</sup> Die beiden letztgenannten überschreiten allerdings mit je einer Art (*Procavia habessinica* bzw. *Elephantulus rozeti*) die Grenze zur Paläarktis.



○○○ Grenze zur paläarktischen Region

Abb. 43. Wichtige rezente Landsäugetiere der Äthiopis (ohne Madagaskar) II. Paläoendemiten (Catarrhini, Proboscidea und Tubulidentata) nach rechts gerichtet. Faunistische Beziehungen zur orientalischen Region durch Rüsseltiere, Affen, Nashörner, Hyänen, Gepard, *Aonyx*, Honigdachs und Löwe. Anordnung entspricht nicht der geographischen Verbreitung. 1 — *Choeropsis*, 2 — *Hippopotamus*, 3 — *Giraffa*, 4 — *Cercopithecus*, 5 — *Panthera*, 6 — *Crocuta*, 7 — *Papio*, 8 — *Diceros*, 9 — *Gazella*, 10 — *Aonyx*, 11 — *Mellivora*, 12 — *Loxodonta*, 13 — *Gorilla*, 14 — *Leptailurus*, 15 — *Connochaetes*, 16 — *Equus (Hippotigris)*, 17 — *Acinonyx*, 18 — *Tragelaphus*, 19 — *Phacochoerus*, 20 — *Syncerus*, 21 — *Oryctoperus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

Sehr altertümliche Insektenfresser sind die Tanrekartigen (Tenrecidae einschließlich „*Potamogalidae*“) und die Goldmulle (Chrysochloridae). Die Tanreks haben auf Madagaskar mit den Borstenigeln (Tenrecinae mit *Tenrec*, *Hemicentetes*, *Setifer* und *Echinops*) igelähnliche, mit den Reistanreks (Oryzorictinae) maus- (*Geogale*), maulwurf- (*Oryzorictes talpoides*) und wasserspitzmausähnliche Formen (*Limnogale*, *Microgale*) hervorgebracht und mit den zentralafrikanischen Otterspitzmäusen (Potamogalinae mit *Potamogale* und *Micropotamogale*) fischotterähnliche Typen. Demgegenüber sind die Goldmulle ausschließlich subterrane lebende Insektenfresser, die mit mehreren Gattungen (*Chrysochloris*, *Chrysospalax*, *Amblysomus* usw.) auf dem afrikanischen Kontinent südlich der Sahara vorkommen. Äußerlich sind sie kaum vom australischen Beutelmull zu unterscheiden. Die Igel (Erinaceidae) gehören ausschließlich den Stacheligeln an. Sie sind mit mehreren (Unter-)Gattungen (*Erinaceus* einschl. *Atelerix*, *Hemiechinus* und *Paraechinus*) nachgewiesen und dokumentieren faunistische Beziehungen zur Paläarktis und zur orientalischen Region. Bemerkenswert ist die Formen- und Artenfülle unter den Weißzahnspitzmäusen (Crocidurinae einschließlich Scutisoricinae), die mit zahlreichen endemischen Arten und Gattungen (s. o.) nachgewiesen sind. Die Panzerspitzmäuse (*Scutisorex*) des tropischen Afrika zählen ebenso dazu wie die Riesenspitzmaus (*Praesorex*), die Rattengröße erreicht. Sie weisen — zusammen mit den asiatischen Crocidurinen — darauf hin, daß die Paläotropis ein Entwicklungsgebiet für die Weißzahnspitzmäuse bildete.

Unter den Fledertieren (Chiroptera) sind die madagassischen Haftscheibenfledermäuse (Myzopodidae mit *Myzopoda*) und die Epaulettengleihunde (Epomophorinae als Pteropidae mit *Epomophorus*, *Epomops*, *Hypsignathus* und *Scotonycteris*) rein äthiopische Elemente. Dazu kommen noch einzelne endemische Gattungen, wie etwa die Kragenflughunde (*Myonycteris*) unter den Flughunden (Pteropidae) und *Megaloglossus* unter den Langzungengleihunden (Macroglossidae) sowie weitere Fledermausgattungen (z. B. *Coleura* als Emballonuride, *Glauconycteris* als Vespertilionide). Die eigentlichen Flughunde der in den Tropen der Alten Welt verbreiteten Gattung *Pteropus* fehlen auf dem afrikanischen Festland.

Die Halbaffen (Prosimiae) bilden eine weitere kennzeichnende Säugetiergruppe. Auf dem afrikanischen Festland sind es die Loris und Galagos (Lorisidae) mit dem Bärenmaki (*Arctocebus*) und dem Potto (*Perodicticus*) einerseits und den Galagos (*Galago*) andererseits. Sie sind in den Regenwäldern, Baumsavannen und Buschsteppen Afrikas südlich der Sahara verbreitet. Auf Madagaskar und die Komoren beschränkt sind die Lemuren (Lemuridae), Indris (Indriidae) und das eigenartige, ursprünglich als Nagetier klassifizierte Fingertier (*Daubentonias madagascariensis*) als Vertreter einer eigenen Familie (Daubentoniiidae) (Abb. 44). Die Arten- und Formenfülle der madagassischen Halbaffen ist erstaunlich und reicht vom winzigen, langschwanzigen und mausgroßen Mausmaki (*Microcebus murinus*) bis zum fast schwanzlosen Indri (*Indri indri*) mit nahezu einem Meter Kopfrumpflänge. Weiters seien die Katzenmakis (*Cheirogaleus*), die Lemuren oder echten Makis (*Lemur*), die Halb- (*Hapalemur*) und Wieselmakis (*Lepilemur*) als Lemuriden, die Sifakas (*Propithecus*) und Wollmakis (*Avahi*) als Indriiden genannt, deren Formenfülle nur durch eine einstige Radiation als Baumbewohner in freien Lebensräumen verständlich wird. Die Loris (Lorisidae) vertreten mit dem Bärenmaki (*Arctocebus*) und dem Potto (*Perodicticus*) die „Faultiere“ in Afrika.

Unter den Affen zählen einerseits zahlreiche Meerkatzenartige (Cercopithecidae) unter den Hundsaffen, andererseits die afrikanischen Menschenaffen mit Gorilla (*Gorilla*) und Schimpanse (*Pan*) zu den kennzeichnendsten Elementen der äthiopischen Region. Die Cercopithecinen sind mit den Meerkatzen (*Cercopithecus*, *Alleno-*

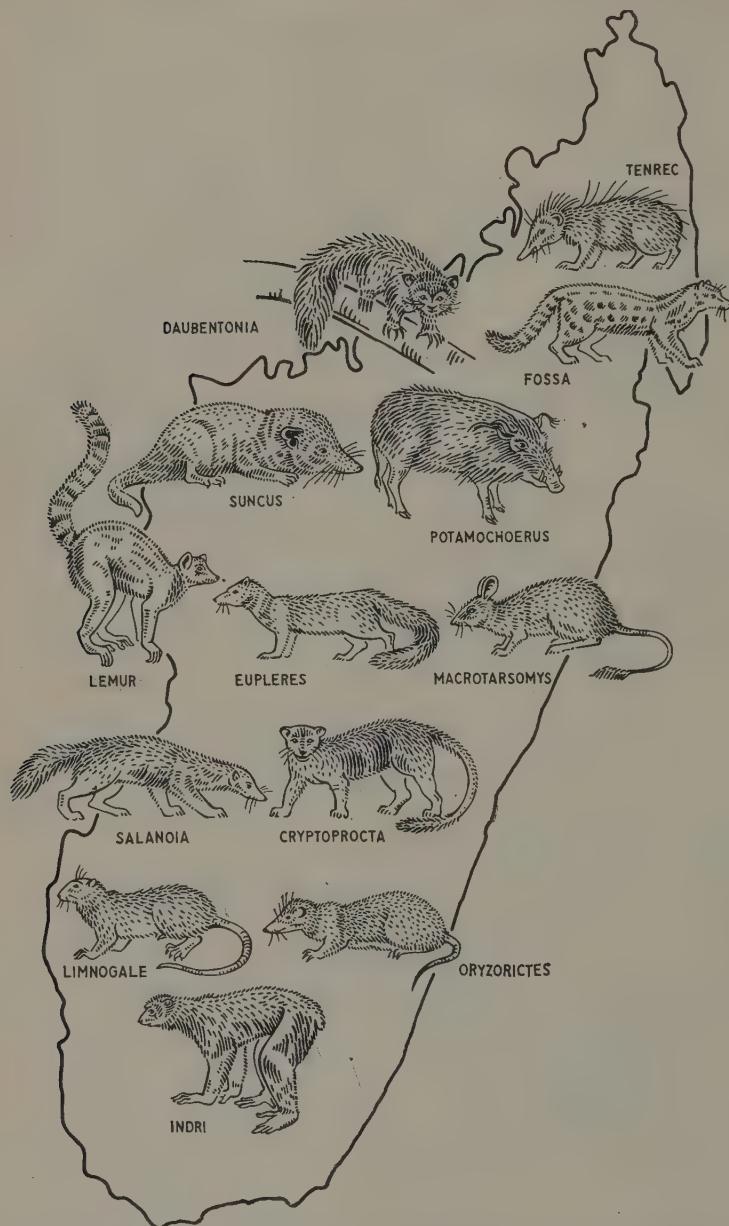


Abb. 44. Rezente Landsäugetiere Madagaskars (Auswahl). Vorwiegend Endemiten (Halbaffen, Tenrecidae, Viverridae), deren Vorfahren bereits im Alt-Tertiär vom afrikanischen Festland durch Drift nach Madagaskar gelangt waren. Nesomyinae (z. B. *Macrotarsomys*) vermutlich erst im Jung-Tertiär, *Potamochoerus* und *Suncus* ganz junge „Einwanderer“. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

*pithecius*, *Miopithecus*), Mangaben (*Cercocebus*), Husarenaffen (*Erythrocebus*), Pavianen (*Papio* und *Mandrillus*) und dem Dschelada (*Theropithecus*) arten- und formenreich vertreten, während von den Schlankaffen (*Colobinae*) nur die Stummelaffen oder Guerezas (*Procolobus* und *Colobus*) in Afrika beheimatet sind. Erstaunlich ist die Artenzahl innerhalb der Meerkatzen. Die Altweltaffen haben im Gegensatz zu den Neuweltaffen eine Reihe bodenbewohnender Formen hervorgebracht.

Die Zahl der endemischen Nagetiere ist gleichfalls recht bemerkenswert. Sind doch die Springhasen (Pedetidae mit *Pedetes*), die Dornschwanzhörnchen (Anomaluridae mit *Anomalurus*, *Idiurus* und *Zenkerella*), die Sandgräber (Bathyergidae mit *Bathyergus*, *Georychus*, *Cryptomys*, *Heterocephalus* und *Heliophobius*) ausgesprochene Charakterformen der äthiopischen Region. Die Sandgräber oder Nacktmulle sind subterrane lebende Nager, die hauptsächlich in der offenen Landschaft mit sandigem Boden vorkommen. Dazu kommen noch die Rohr- (Thryonomyidae mit *Thryonomys*) und die Felsennatten (Petromuridae mit *Petromus typicus*), die äußerlich Ratten ähneln, jedoch in die Verwandtschaft der Stachelschweinartigen (Hystricomorpha) gehören. Weitere endemische Gruppen sind die Pinselschwanzbilche (Graphiurinae mit *Graphiurus*) als Angehörige der Schläfer (Gliridae), die afrikanischen Erd- und Baumhörnchen (Protoxerini mit *Protoxerus*, *Heliosciurus* usw.) als Hörnchenartige (Sciuridae) sowie die Nesomyinae, Lophiomysinae, Dendromurinae und Otomyinae als Vertreter der mausartigen Nagetiere (Myomorpha). Die Madagaskarratten (Nesomyinae) bilden ähnlich den Halbaffen und Schleichkatzen ein Beispiel einer Radiation, die zur Entstehung maus- und rattenähnlicher (*Macrotarsomys*, *Nesomys*, *Brachytarsomys*), bilch- (*Eliurus*) und wühlmausartigen Formen (*Brachyuromys*) geführt hat, die sich auch im Gebiß beträchtlich voneinander unterscheiden.

Während die Mähnenratten (Lophiomysinae) mit der einzigen auffällig gefärbten Art *Lophiomys imhausi* auf Bergwälder Ost- und Nordostafrikas beschränkt sind, sind die Klettermäuse (Dendromurinae) in ganz Afrika südlich der Sahara mit zahlreichen Gattungen (z. B. *Dendromus*, *Delanymys*, *Deomys*, *Petromyscus*, *Steatomys*) sowohl in Regenwald- als auch in Trockengebieten verbreitet. Ihre Ernährung ist sehr vielseitig. Demgegenüber sind die Ohrenmäuse (Otomyinae mit *Otomys* und *Parotomys*) ausgesprochene Grasfresser mit Backenzähnen aus mehreren Lamellen und Bewohner offener Landschaft. Mit den Hamsterratten (*Cricetomys*), die südlich der Sahara, mit Ausnahme des Kaplandes, vorkommen, ist ein weiteres charakteristisches Element erwähnt.

Die Raubtiere (Carnivora) haben nur innerhalb der Schleichkatzen (Viverridae) und der Hyänen (Hyaenidae) endemische Gruppen hervorgebracht. Unter den Viverriden sind es vor allem die madagassischen Schleichkatzen, die als Madagaskar-Mungos (Galidiinae mit *Galidia*, *Galidictis*, *Mungotictis* und *Salanoia*), als Fanalokas und Ameisen-Schleichkatzen (Fossinae mit *Fossa* und *Eupleres*) sowie als Frettkatzen (Cryptooproctinae mit *Cryptooprocta ferox*) eine Vielfalt ökologischer Typen hervorgebracht haben, ähnlich wie die Halbaffen und die Nesomyinen Madagaskars. Auf dem afrikanischen Festland bilden die Erdmännchen (Suricatini mit *Suricata*) Südafrikas sehr kennzeichnende Schleichkatzen. Weitere endemische Gattungen sind etwa *Bdeogale*, *Rhynchogale* und *Cynictis*. Unter den Hyänen sind *Crocuta* und *Proteles* endemische Gattungen. Mit dem Erdwolf (*Proteles cristatus* als einziger Angehöriger der Protelinae) ist wohl die eigenartigste Hyänenform erwähnt, die anscheinend disjunkt vom Sudan bis Südafrika vorkommt und als hochspezialisierter Insektenfresser das Backengebiß weitgehend rückgebildet hat. Im Aussehen erinnert sie an eine schlanke Streifenhyäne. GINGERICH betrachtet diese Ähnlichkeit mit *Hyaena hyaena* auch als Mimikry. Die Streifenhyäne (*Hyaena hyaena*) kommt auch in Asien vor.

Unter den marder- und hundeartigen Raubtieren sind — abgesehen von zahlreichen Arten — jeweils nur einzelne Gattungen endemisch, wie etwa *Otocyon* (Löffelhund), *Ictonyx* (Bandiltis), *Poecilogale* (Weißnackenwiesel), *Aonyx* (Fingerotter) und *Paraonyx* (Kleinkrallenotter). Die Katzenartigen (Felidae) haben keine endemische Gattung entwickelt, da der Karakal (*Caracal caracal*) auch in Vorder- und Südasien vorkommt und der Serval (*Leptailurus*) noch in historischer Zeit nicht nur südlich der Sahara, sondern auch in Nordafrika (Algerien) heimisch war.

Unter den Hasenartigen (Lagomorpha) sind mehrere endemische Gattungen, wie das Rotkaninchen (*Pronolagus*) Südafrikas, das zentralafrikanische Buschkaninchen (*Poelagus*) und der kapländische Buschmannhase (*Bunolagus*) vertreten.

Mit den Flußpferden (Hippopotamidae) und den Giraffen (Giraffidae) sind die beiden gegenwärtig endemischen Paarhuferfamilien genannt, die mit Zwerghflußpferd (*Choeropsis*) und Flußpferd (*Hippopotamus*) sowie Okapi (*Okapia*) und Giraffe (*Giraffa*) jeweils eine primitivere und eine spezialisiertere Gattung bilden. Auch innerhalb der Schweine (Suidae) sind die Genera *Potamochoerus* (Flußschwein), *Hylochoerus* (Waldschwein) und *Phacochoerus* (Warzenschwein) kennzeichnende äthiopische Elemente. Das madagassische Flußschwein (*Potamochoerus porcus*) ist artlich mit der Festlandsform identisch und dürfte erst vom Menschen eingeführt worden sein. Die Zwerghirsche (Tragulidae) sind mit dem Wassermoschustier oder Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*) auf west- und zentralafrikanische Urwaldgebiete beschränkt. Ihre nächsten Verwandten (*Tragulus*) leben in Südasien. Weitere endemische Gruppen sind die Ducker (Cephalophinae mit *Sylvicapra* und zahlreichen *Cephalophorus*-Arten), die in Afrika südlich der Sahara vorkommen, die Kuhantilopen (Alcelaphinae) mit den eigentlichen Kuhantilopen (*Alcelaphus* und *Damaliscus*) und den Gnus (*Connochaetes*), die Riedböcke (Reduncinae) mit den Wasserböcken (*Kobus* und *Hydrotragus*), Sumpfantilopen (*Adenota*) und den eigentlichen Riedböcken (*Redunca*) sowie den Rehantilopen (*Pelea*), die Böckchen („Neotraginae“) mit zahlreichen Gattungen (*Neotragus*, *Madoqua*, *Rhynchoragus*, *Dorcatragus*, *Oreotragus*, *Nototragus*, *Raphicerus* und *Ourebia*) und schließlich die eigentlichen Waldböcke (Tragelaphinae) mit *Tragelaphus* (Kudu, Nyala, Sitatunga und Buschbock) und *Taurotragus* (Elenantilopen) sowie die eigentlichen Pferdeböcke (Hippotraginae) mit *Hippotragus*. Sie sind durchwegs Angehörige der Boviden, die damit ihren Formenreichtum in der äthiopischen Region dokumentieren. Dazu kommen noch verschiedene Gattungen wie die afrikanischen Büffel (*Syncerus*), Schwarzsafsenantilope (*Aepycceros*), Springbock (*Antidorcas*), Giraffen- (*Litocranius*) und Lamagazelle (*Ammodorcas*) sowie zahlreiche Arten innerhalb der Genera *Gazella* und *Oryx* als endemische Elemente.

Demgegenüber sind die Unpaarhufer (Perissodactyla) nur durch die beiden endemischen Gattungen der Rhinocerotiden (*Diceros* und *Ceratotherium*) vertreten. Unter den Einhufern (Equiden) zählen die Zebras mit drei Arten, wie Grevyzebra (*Equus [Dolichohippus] grevyi*), Steppen- (*E. [Hippotigris] quagga*) und Bergzebra (*E. [H.] zebra*) zu den kennzeichnendsten Faunenelementen Afrikas. Sie sind gegenwärtig von Somalia über ganz Ostafrika bis nach Süd- und Südwestafrika verbreitet.

Unter den Rüsseltieren (Proboscidea) ist der afrikanische Elefant (*Loxodonta africana*) Angehöriger einer endemischen Gattung, deren nächster Verwandter (*Elephas maximus*) in Südasien heimisch ist.

Damit sind zugleich die faunistischen Beziehungen zur orientalischen Region angedeutet, auf die bereits oben verschiedentlich hingewiesen werden konnte. Die wichtigsten gemeinsamen Faunengruppen oder -elemente sind die Schuppentiere (Pholidota) mit der Gattung *Manis*, die Stirngrubenfledermäuse (Nycteridae) mit *Nycteris*, die bis in die australische Region verbreiteten Klaffmäuler (Megadermatidae)

mit dem Genus *Megaderma*, die Wurzelratten (Rhizomyidae) mit *Tachyoryctes*, die auch in der südlichen Paläarktis vorkommenden Stachelschweine (Hystricidae) mit *Hystrix* und *Atherurus* sowie die Palmenhörnchen (Funambulini) als Nagetiere, die Schlankaffen (Colobinae) und die Loris (Lorisinae) als Primaten, die Palmenroller (Paradoxurinae mit *Nandinia* als afrikanische Gattung) als Schleichkatzen, die Geparden (Acinonychiae) mit *Acinonyx*, die Honigdachse (Mellivorinae) mit *Mellivora capensis*, die Zwerghirsche (Traguliden), die Nashörner (Rhinocerotidae) und die Elefanten (Elephantidae).

Als weitere gemeinsame orientalisch-äthiopische Gattungen seien *Helogale* (Viverridae) und *Profelis* (Felidae) genannt. Sie alle dokumentieren die engen faunistischen Beziehungen zwischen beiden Regionen. Dagegen sind solche mit der neotropischen nur sehr gering. Es sind — wenn man von fast weltweit verbreiteten Gattungen und Familien absieht, wie etwa *Felis*, *Canis*, *Myotis*, *Tadarida* und *Lepus* — eigentlich nur die Manatis mit der Gattung *Trichechus*. Die verschiedentlich als Schwestergruppe der neotropischen Solenodontiden angesehenen Borstenigel (Tenrecidae) sind nicht näher mit den Schlitzzährlern verwandt, hingegen stehen die Alt- und Neuweltaffen ebenso wie die alt- und neuweltlichen Stachelschweinartigen nach neuesten Untersuchungen einander doch verwandtschaftlich näher. Andrerseits haben sich verschiedene Parallelgruppen (z. B. Myzopodidae — Thyropteridae, Macroglossinae — Glossophaginae, Nesomyinae — Hesperomyini, Suidae — Tayassuidae) entwickelt.

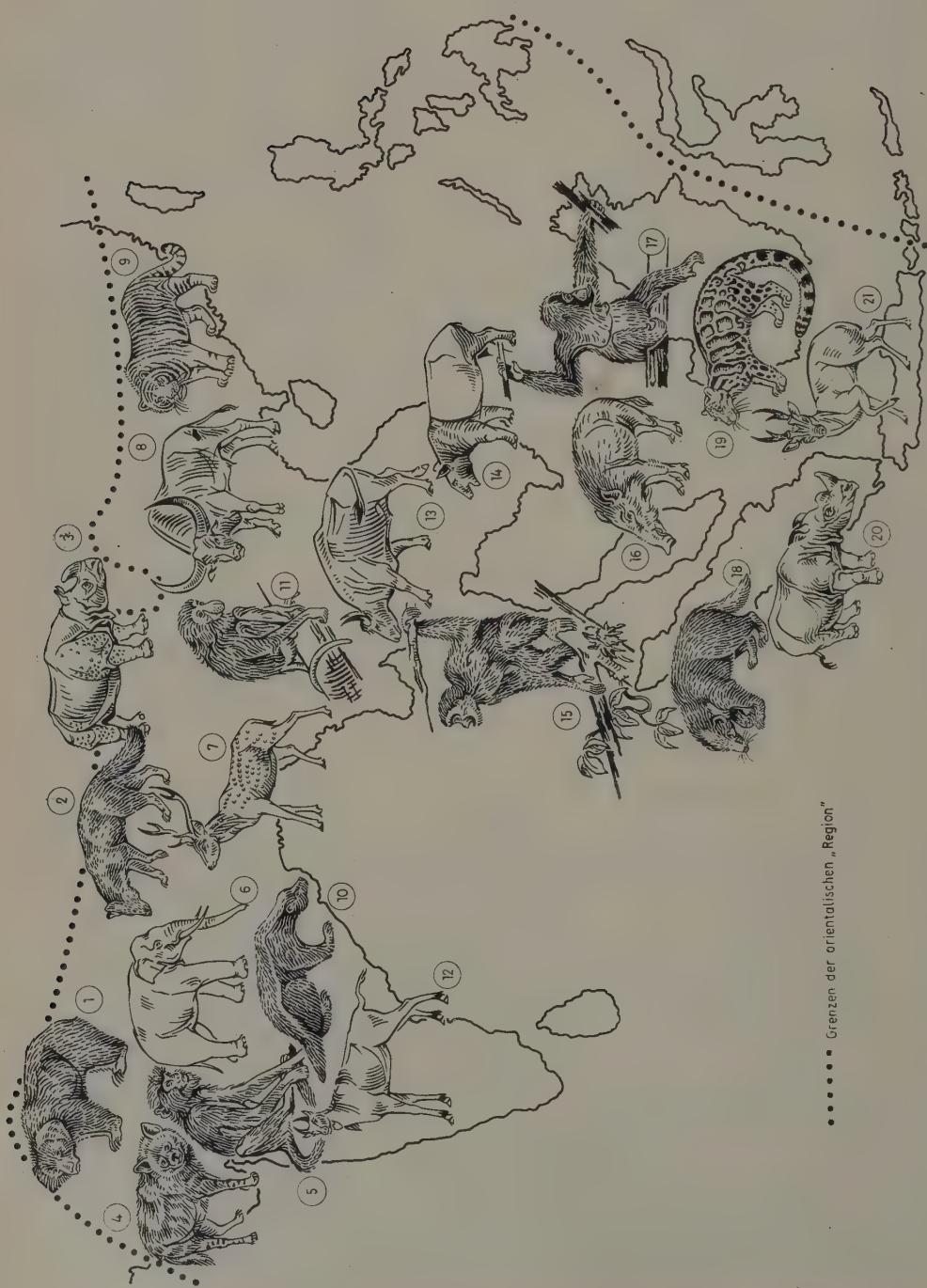
Die Robben sind nur durch Seebären (*Arctocephalus pusillus*) an der Südwestküste Afrikas vertreten. Von den Sirenen lebt *Trichechus senegalensis* (Trichechidae) an der afrikanischen Westküste und ist bis zum Tschadsee vorgedrungen, der Dugong (*Dugong dugon*; Dugongidae) kommt im Roten Meer und im westlichen Indischen Ozean vor.

Das Fehlen von Eierlegern, Beuteltieren, Riesengleitern, Spitzhörnchen und Zahnarmen als Säugetierordnungen sowie jenes von Tapiren (Tapiridae), Hirschen (Cervidae), Bibern (Castoridae), Bären (Ursidae) und Maulwürfen (Talpidae) rundet das Gesamtbild ab.

### 2.1.7. Die orientalische Region (Orientalis)

Die orientalische Region, die kleinste der arktogäischen Regionen, fällt weitgehend mit dem tropischen Asien zusammen. Sie umfaßt Vorderindien samt Ceylon, Malaysia, Indochina, das südliche China, Taiwan (Formosa), die Philippinen und Indonesien bis zur Wallace- bzw. Weberlinie. Ausgedehnte Übergangsgebiete zur australischen Region (Wallacea) und zur paläarktischen Subregion im Nordosten (China) machen eine exakte Grenzziehung in diesen Bereichen unmöglich. So erscheint es verständlich, daß einzelne Formen einerseits als orientalische, andererseits als paläarktische Faunenelemente bezeichnet werden (z. B. Katzen- und Bambusbär). Aber auch im Nordwesten ist die Abgrenzung nicht scharf. Im Norden sind es die Gebirgsketten des Himalaya, von denen die Grenze nach Südwesten über die Wüstengebiete Pakistans bis zum Indischen Ozean verläuft.

Die Säugetierfauna ist sehr charakteristisch, auch wenn sie nicht den Reichtum an Endemismen aufweist wie etwa die neotropische oder auch die äthiopische Region (Abb. 45 und 46). Typisch orientalische Verwandtschaftsgruppen sind die Spitzhörnchen (Tupaioidea mit den Tupaiidae: *Tupaia*, *Tana*, *Ptilocercus*, *Anathana* usw.), die Riesengleiter (Dermoptera mit den Cynocephalidae: *Cynocephalus* [= „*Galeopithecus*“] *volans* von den Philippinen und *C. temminckii* aus Indochina und Indonesien),

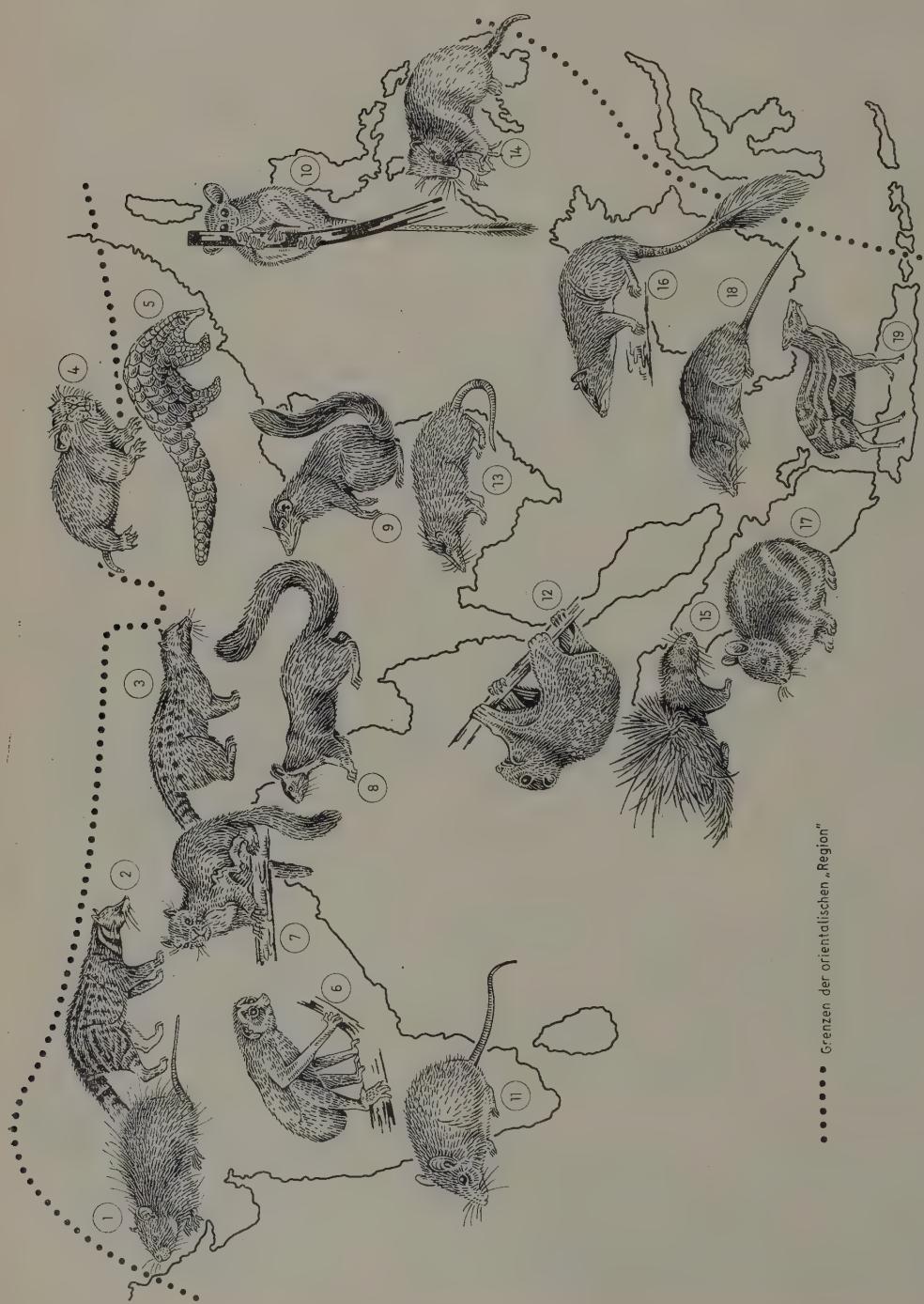


• • • • Grenzen der orientalischen „Region“

ferner die altertümlichen Rattenigel (Echinosoricinae mit *Echinosorex*, *Hylomys* usw.) unter den Igeln (Erinaceidae), die Spitzzahn-Flughunde (Harpionycteridae) mit *Harpionycteris* von den Philippinen und Sulawesi (= Celebes), die Kurznasen-Flughunde (Cynopterinae mit *Cynopterus*) unter den Flughunden (Pteropidae), die hochspezialisierten Koboldmakis (Tarsiidae mit *Tarsius* von den Philippinen und Indonesien) als Halbaffen, die Gibbons oder Langarmaffen (Hylobatidae mit *Hylobates* und *Sympalangus* aus Indochina und der indonesischen Inselwelt bis Djawa (= Java) und Kalimantan (= Borneo) als „Menschenaffen“), die Muntjakhirsche (Muntiacini mit *Muntjacus* und *Elaphodus*, die in China allerdings die Nordgrenze der orientalischen Region etwas überschreiten), und die Boselaphinae mit der Nilgau-*(Boselaphus tragocamelus)* und der Vierhornantilope (*Tetracerus quadricornis*) aus Vorderindien als Paarhufer. Dazu kommt eine Reihe von Nagetiergruppen, wie die Stachelbilche (Platacanthomyinae) aus Südindien (*Platacanthomys*), Südhina und Nordvietnam (*Typhlomys*) als Cricetiden, die Borkenratten (Phloeomyinae von Indochina, den Philippinen und Indonesien mit *Phloeomys*, *Crateromys* und *Papagomys*, *Lenomys* usw.), die eigenartige Nasenratte (*Rhynchomys soricoides*) der Philippinen als einzige Angehörige der Rhynchomyinae als Muriden sowie die in Malaysia, der indonesischen Inselwelt und auf den Philippinen artenreich verbreitete Schönhörnchen (Callosciurini mit *Callosciurus*, *Nannosciurus*, *Hyosciurus*, *Dremomys* usw.), die Riesenhörnchen (Ratufini mit *Ratufa*) Indiens und Indonesiens.

Schon daraus geht hervor, daß die Hörnchen (Sciuridae) und die Mäuse (Muridae) in Südostasien sehr formenreich auftreten. Zu diesen Verwandtschaftsgruppen kommen aber noch eine Reihe endemischer Gattungen bzw. Untergattungen, wie *Megaderma* als Großblattnase (Megadermatidae), *Arctonyx* und *Melogale* als Musteliden, *Mydaus* als Stinktier (Mephitidae), Sonnen- (*Helarctos*) und Lippenbär (*Melursus*) als Bären, *Prionodon* (Asien-Linsangs) sowie *Paradoxurus*, *Paguma*, *Arctictis* und *Arctogalidia* als Palmenroller (Paradoxurinae) bzw. *Hemigalus* (Bänderroller) unter den Schleichkatzen, *Prionailurus* (Bengalkatzen), *Ictailurus* (Fischkatze), *Pardofelis* (Marmorkatze) und *Neofelis* (Nebelparder) als Katzenartige (Felidae), *Petaurista*, *Eupetaurus* und *Hylopetes* als Gleithörnchen (Pteromyinae), *Bandicota* und *Nesokia* als Muriden, *Rhizomys* und *Cannomys* als Wurzelratten (Rhizomyidae), *Trichys* (Pinselstachler), *Thecurus* (Insel-Stachelschweine) und *Acanthion* (Kurzschwanz-Stachelschwein) als Hystriciden, *Loris* (Schlanklori) und *Nycticebus* (Plumplori) als Lorisinae (Halbaffen), *Presbytis* (Languren), *Pygathrix* (Kleideraffe), *Rhinopithecus* (Stumpfnasenaffe) und *Nasalis* (Nasenaffe) als Angehörige der Schlankaffen (Colobinae), *Cynopithecus* (Schopfmakak) als jener der Meerkatzenartigen (Cercopithecinae), *Pongo* (Orang) als Menschenaffe (Pongidae) sowie *Babyrousa* (Hirscheber) als Wildschwein (Suidae), *Tragulus* als Zwerghirsch (Tragulidae), *Axis* (Fleckenhirsche) als Hirsch (Cervidae), *Capricornis* (Serau) als Waldziege (Naemorhedini), *Bubalus* (*Anoa*) und *Bos* (*Bibos*) als Wildrinder (Bovinae), *Caprolagus* (Borsten-Kaninchen aus Assam) und *Nesolagus* (Sumatra-Kaninchen) als Lagomorphen, *Rhinoceros* und *Dicerorhinus* (= *Didermoceros*) als Nashörner (Rhinocerotidae) sowie *Elephas* als Angehöriger der Elefanten (Elephantiden).

Abb. 45. Wichtige rezente Landsäugetiere der Orientalis I. Paläotropische Elemente (Pongidae, Cercopithecidae, Hyaenidae, Mellivora, Rhinocerotidae und Elephantidae) nach rechts orientiert. Anordnung entspricht nur teilweise der geographischen Verbreitung. 1 — *Melursus*, 2 — *Cuon*, 3 — *Rhinoceros*, 4 — *Hyaena*, 5 — *Presbytis*, 6 — *Elephas*, 7 — *Cervus* (*Axis*), 8 — *Bubalus*, 9 — *Panthera*, 10 — *Mellivora*, 11 — *Nasalis*, 12 — *Boselaphus*, 13 — *Bos* (*Bibos*), 14 — *Tapirus*, 15 — *Hylobates*, 16 — *Sus*, 17 — *Pongo*, 18 — *Arctonyx*, 19 — *Neofelis*, 20 — *Dicerorhinus*, 21 — *Muntjacus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.



• • • • Grenzen der orientalischen „Region“

Mit den zuletzt genannten Gattungen sind zugleich die engen faunistischen Beziehungen zur äthiopischen Region aufgezeigt, mit der folgende Familien gemeinsam sind: Elephantidae, Rhinocerotidae, Tragulidae, Pongidae, Lorisidae, Rhizomyidae, Megadermatidae, Nycteridae, Manidae. Mit *Rousettus* (Pteropidae), *Eonycteris* (Megalostomidae), *Nycteris* (Nycteridae), *Manis* (Manidae), *Hystrix* und *Atherurus* (Hyracidae), *Acinonyx* und *Profelis* (Felidae), *Viverra* und *Helogale* (Viverridae), *Aonyx* und *Mellivora* (Mustelidae) sind die mit der äthiopischen Region gemeinsamen Genera genannt.

Enge Beziehungen zur neotropischen Region sind eigentlich nur durch die Tapire (Tapiridae) mit der gemeinsamen Gattung *Tapirus* gegeben, doch wird verschiedentlich eine gattungsmäßige Trennung der alt- und neuweltlichen Tapire nicht ausgeschlossen. Zur australischen Region ergeben sich faunistische Beziehungen einerseits durch die Fledertiere, indem einzelne Gattungen, wie *Pteropus* und *Nyctimene* (Pteropidae) bzw. *Macroglossus* (Megalostomidae) und *Rattus* (Muridae) gemeinsam sind, aber auch innerhalb der Muriden durch weitere Gattungen nahe Beziehungen bestehen. Zur Paläarktis sind diese viel enger, indem zahlreiche Gattungen beiden Regionen gemeinsam sind, wie etwa *Sus*, *Cervus*, *Bos*, *Naemorhedus*, *Panthera*, *Felis*, *Hyaena*, *Ursus*, *Cyon*, *Lepus*, *Rattus*, *Macaca* und *Chimarrogale*, von denen jedoch etliche nicht nur auf die orientalische Region und die Paläarktis allein beschränkt sind.

Robben fehlen der orientalischen Region völlig. Sie scheinen diesen Bereich der Tethys (nördlicher Indischer Ozean) nie erreicht zu haben. Unter den Walen sind die Flußdelphine (Platanistidae = Suidae) mit *Platanista* (= *Susu*) *gangetica* im Ganges-Brahmaputra- und mit *Pl. indi* im Indus-Flußgebiet als echte Süßwasserbewohner zu erwähnen, während die Sirenen durch den Dugong (*Dugong*; Dugongidae) als Küstenbewohner von der äthiopischen (Rotes Meer) bis zur australischen Region diskontinuierlich verbreitet sind.

Das Fehlen von Eierlegern, Beuteltieren, Rüsselspringern, Zahnarmen (Xenarthra), Erdferkeln und Schliefern ist gleichfalls typisch für die heutige orientalische Säugetierfauna.

## 2.2. Die vorzeitlichen Säugetierfaunen der einzelnen Kontinente

### 2.2.1. Australien, Tasmanien und Neuguinea

Die Geschichte der australischen Säugetierfaunen ist leider nur sehr lückenhaft bekannt. Mesozoische Säugetierreste fehlen völlig, tertiärzeitliche Säugetierfaunen sind erst in den letzten Jahren beschrieben worden, nachdem bereits im vorigen Jahrhundert reiche pleistozäne Faunen mit Riesenbeutlern die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hatten.

Abb. 46. Wichtige rezente Säugetierarten der Orientalis II. Paläotropische Elemente (Lorisidae, Manidae, Rhizomyidae, Hystricidae, Viverridae und Tragulidae) nach rechts orientiert. Anordnung entspricht nur teilweise der geographischen Verbreitung. 1 — *Nesokia*, 2 — *Viverra*, 3 — *Paradoxurus*, 4 — *Rhizomys*, 5 — *Manis*, 6 — *Loris*, 7 — *Petaurista*, 8 — *Ratufa*, 9 — *Tupaia*, 10 — *Tarsius*, 11 — *Platacanthomys*, 12 — *Cynocephalus* (= „*Galeopithecus*“), 13 — *Echinosorex*, 14 — *Phloeomys*, 15 — *Acanthion*, 16 — *Ptilocerus*, 17 — *Nesolagus*, 18 — *Chimarrogale*, 19 — *Tragulus*. Figuren nicht maßstäblich verkleinert.

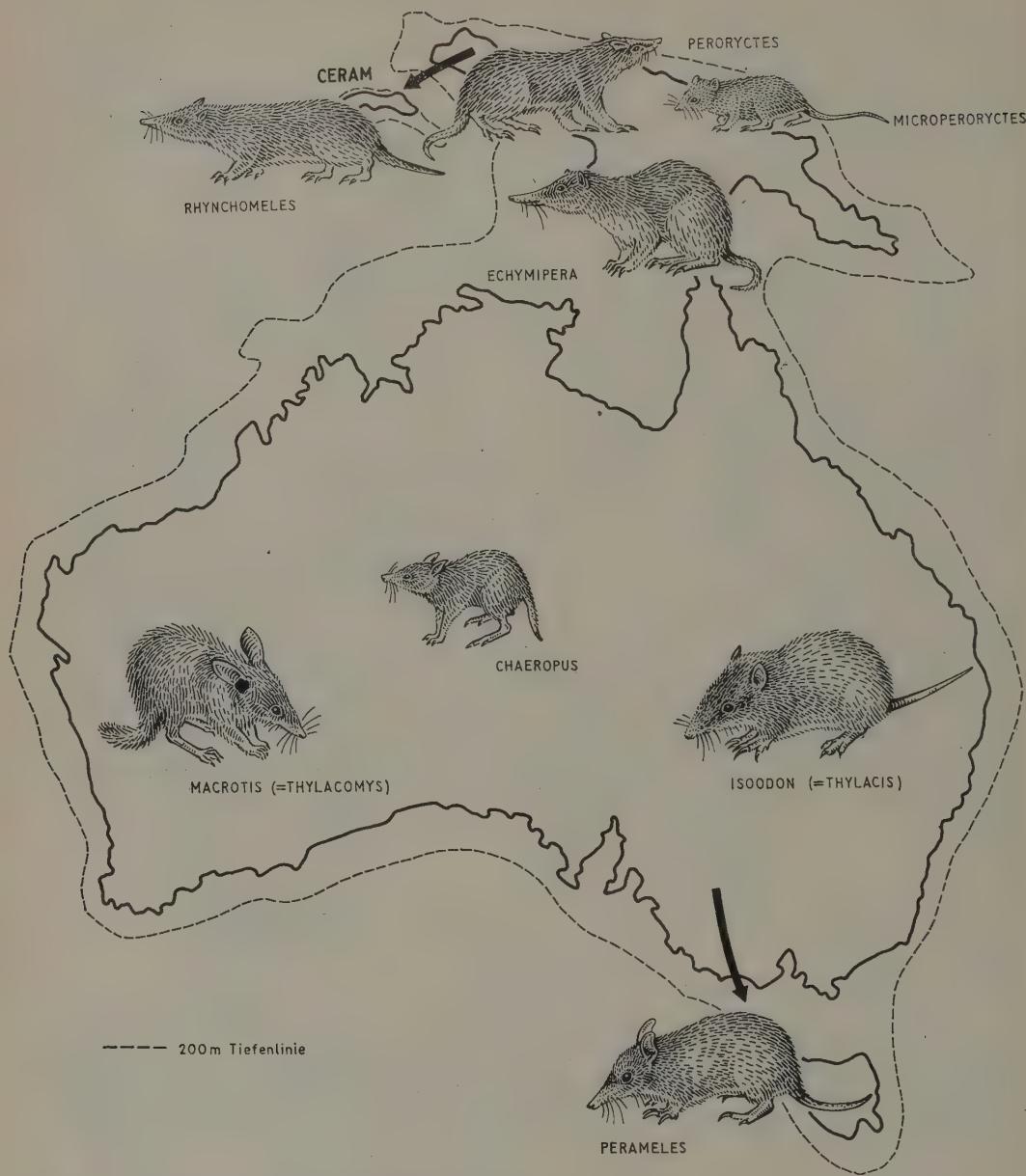


Abb. 47. Die gegenwärtige Verbreitung der Nasenbeutler (Peramelidae). Ursprüngliche Formen als (Regen-)Waldbewohner in Neuguinea, im Gliedmaßenbau spezialisierte Arten als Buschsteppenformen am australischen Festland heimisch. Anordnung der Figuren entspricht nur annähernd der räumlichen Verbreitung.



Abb. 48. Die gegenwärtige Verbreitung der Känguruhs (Macropodidae). Primitivere Formen auf dem australischen Festland, sekundäre Waldbewohner als spezialisierte Formen (z. B. Baum-[*Dendrolagus*] und Buschkänguru [*Dorcopsis*]) auf Neuguinea verbreitet. Anordnung der Figuren entspricht ungefähr der geographischen Verbreitung.

Die fossilen Säugetierfaunen bestätigen zwar die lange Isolationsphase des australischen Kontinentes und belegen die Existenz zahlreicher ausgestorbener Beuteltiergruppen, lassen aber immer noch viele Probleme offen. Zu diesen zählt sowohl die Herkunft der australischen Beutler als auch eine etwaige einstige Radiation der Eierleger.

Die Frage nach der Herkunft der australischen Beuteltiere wird auch gegenwärtig noch lebhaft diskutiert, wobei im wesentlichen zwei Auffassungen einander gegenüberstehen, wenn man von Vorstellungen eines eigenen pazifischen Kontinentes als Entstehungsgebiet absieht. Die Südostasienroute, wie sie etwa von SIMPSON und — wenn auch in etwas modifizierter Form — von PATTERSON (keine direkte Landbrücke) vertreten wird, und die Antarktisroute, wie sie zuletzt etwa von HOFFSTETTER und THENIUS angenommen wurde. Diese Frage läßt sich von verschiedenen Seiten her beurteilen, indem das heutige Verbreitungsbild, fossile Faunen und nicht zuletzt die Paläogeographie Beiträge liefern können.

Aus der gegenwärtigen Verbreitung der australischen Beuteltiere läßt sich zwar kein zwingender Schluß über ihre geographische Herkunft ableiten, doch sprechen verschiedene Argumente gegen die Südostasienroute. Von den Nasenbeutlern (Peramelidae) sind zwar die primitivsten in Neuguinea heimisch und die höchstspezialisierten auf das australische Festland beschränkt (Abb. 47), doch ist dies im wesentlichen ökologisch bedingt, indem die primitiven Formen nur in Neuguinea entsprechend den dortigen Lebensräumen überlebten. Die Perameliden von Neuguinea sind fast ausschließlich (Regen-)Waldformen, die australischen vorwiegend Bewohner der offenen Landschaft. Die Verbreitung der Känguruhs (Macropodidae) zeigt das umgekehrte Bild mit den auf Neuguinea und Nordqueensland beschränkten spezialisierten Baumkänguruhs (*Dendrolagus*) und den primitiven Rattenkänguruhs (Potoroinae) in Australien (Abb. 48). Dies dürfte dem ursprünglichen Verbreitungstrend entsprechen. Auch die Verbreitung der Kletterbeutler (Phalangeridae) in Neuguinea und den westlich davon gelegenen Inseln spricht zweifellos für eine vom australischen Festland über Neuguinea nach Indonesien bzw. den Salomonen erfolgte Ausbreitung.

Die fossilen Faunen belegen einerseits das Vorkommen von Beuteltieren (Didelphoidea) in der jüngeren Kreidezeit von Nord- und auch Südamerika, andererseits, daß weder die tertiärzeitlichen Raubbeutler Südamerikas (Borhyaenidae) als Vorfänger der australischen Raubbeutler (Dasyuridae), noch die Opossummäuse (Caenolestidae) als Ahnen der australischen Diprotodontia in Betracht kommen. Nach SIMPSON sind sämtliche australischen Beuteltiere von neuweltlichen Didelphiden abzuleiten, was durch *Wynyardia* aus dem australischen Tertiär bestätigt wird (s. u.). Das völlige Fehlen fossiler Beuteltiere in Asien<sup>1)</sup> und auch von rezenten Beutlern als „lebenden Fossilien“ in Südostasien liefert gleichfalls wesentliche Argumente gegen die Südostasienroute.

Nach den neuesten Ergebnissen der Geophysik und der Ozeanographie (Meeresgeologie) kann die Antarktisroute als gesichert gelten (s. S. 65). Demnach sind die Vorfahren der australischen Beutler von Südamerika über die damals nicht vereiste Antarktis nach Australien gelangt. Nach paläomagnetischen Datierungen des Ozeanbodens war noch im ältesten Tertiär eine landfeste Verbindung zwischen der Ostantarktis und Südaustralien vorhanden. Da einst auch eine Verbindung zwischen der Westantarktis und dem südlichen Südamerika über eine Art Inselkette existierte, erscheint eine Ausbreitung der neuweltlichen Beuteltiere in die Antarktis zur jüngeren Kreidezeit und von dort nach Australien durchaus möglich. Die damals bereits voll-

<sup>1)</sup> Die kreidezeitlichen Deltatheridiiden der Mongolei sind keine Beuteltiere. Gewisse Ähnlichkeiten sind nur gemeinsame Primitivmerkmale.

zogene Trennung von Südamerika und Afrika macht übrigens das Fehlen von Beuteltieren in Afrika verständlich. Das eigentliche Ursprungsgebiet der Beuteltiere dürfte in Nordamerika gelegen sein.

So gesehen ist die Vielfalt der australischen Beuteltierfauna das Ergebnis einer langen Separation und zugleich dem primären Fehlen von placentalen Säugetieren zuzuschreiben. Ob dieser Radiation eine solche der Eierleger vorausgegangen ist, läßt sich derzeit nicht mit Sicherheit entscheiden. Bemerkenswert ist immerhin, daß die rezenten Eierleger als Bewohner von ökologischen Nischen gelten (Schnabeltier = aquatisch, Ameisenigel = Ameisen- bzw. Termitenfresser) und daß die australischen Beuteltier keine aquatischen Formen entwickelt haben, während dies bei den erst viel später eingewanderten Muriden mit den Schwimmratten der Fall ist.

### 2.2.1.1. Tertiäre Faunen

Die primäre Radiation der australischen Beuteltiere ist zeitlich noch nicht fixierbar, doch erfolgte sie vermutlich im Alttertiär, da bereits in den miozänen Faunen Angehörige der wichtigsten Stämme vertreten sind. Zu den geologisch ältesten Beutlern Australiens gehört *Wynyardia bassiana* aus dem ältesten Miozän (Fossil Bluff sandstone) von Tasmanien. *Wynyardia* ist zwar als primitiver Angehöriger der Diprotodontia zu klassifizieren, der jedoch didelphide Merkmale besitzt und daher nach RIDE nicht — wie ursprünglich angenommen — als Angehöriger der Phalangeriden, sondern einer eigenen Familie (Wynyardidae) anzusehen ist. Damit ist die seinerzeitige Annahme vom Vorkommen *Trichosurus*-artiger Formen im australischen Oligozän (seinerzeitige Einstufung der Fundschichten) widerlegt. Wynyardiden sind neuerdings durch TEDFORD auch aus dem Miozän Südaustraliens gemeldet worden. Etwas ältere Beuteltierreste sind in jüngster Zeit aus dem Geilstone-Travertin bei Hobart in Tasmanien beschrieben worden, der unterhalb von Basalten mit einem radiometrischen Alter von etwa 22 Millionen Jahren liegt. Die Kieferreste sind auf Angehörige der Phalangeriden bzw. Burramyiden und Diprotodontiden zu beziehen.

Die in den letzten Jahren vom australischen Festland bekannt gewordenen (?) jungoligozänen und miozänen Faunen (Ngapakaldi-Fauna der Etadunna-Formation und Kutjamarpu-Fauna der Wipajiri-Formation aus dem Lake Eyre-Becken im nordwestlichen Südaustralien, Riversleigh-Fauna aus Queensland, Alcoota-Fauna der Waite-Formation Nordaustralians) haben neben spärlichen Resten von Eierlegern (*Ornithorhynchus* bzw. *Obdurodon*) vor allem Angehörige der wichtigsten Beuteltierfamilien geliefert. Es sind dies die Dasyuriden, Thylaciniden, Perameliden, Vombatiden, Phascolarctiden, Phalangeriden, Macropodiden und Diprotodontiden. Die als *Ektopodon* beschriebenen und auf Monotremen bezogenen Backenzähne sind nach WOODBURN & TEDFORD auf einen Phalangeroiden zu beziehen. Die Zähne von *Obdurodon* aus dem Mittel-Miozän der Ngapakaldi-Fauna (Etadunna-Formation) verhalten sich etwas weniger degeneriert als bei *Ornithorhynchus*. Eine gewisse Ähnlichkeit mit Symmetrodonten ist vorhanden.

Der Nachweis von Vertretern fast sämtlicher Beuteltierfamilien an der Oligo-Miozän-Wende bestätigt die Annahme, daß die Entstehung und Aufspaltung dieser Stämme bereits im Alttertiär erfolgt sein muß. Unter den damaligen Beuteltieren ist der Nachweis von Beutelbären oder Koalaverwandten (Phascolarctiden: *Litokoala* und *Perikoala*) und Plumpbeutlern (Vombatidae: *Rhizophascolonus*) besonders interessant, belegen sie doch die im Miozän bereits längst erfolgte Trennung beider Familien. *Rhizophascolonus* ist ein primitiver Angehöriger der Plumpbeutler mit bewurzelten Backenzähnen, der als Stammform des eiszeitlichen *Phascolonus* angesehen wird.

Innerhalb der Kletterbeutler (Phalangeridae) sind *Burramys*-ähnliche und *Petaurus*-artige sowie Formen aus der Verwandtschaft von *Thylacoleo* bekannt, von den Raubbeutlern und den Perameliden sind jeweils mehrere Gattungen belegt (*Glaucodon* als intermediäre Form zwischen *Dasyurus* und *Sarcophilus*), während die Känguruhs (Macropodidae) durch *Bettongia* und durch echte Känguruhs, die Diprotodontiden durch eine ganze Reihe von Gattungen nachgewiesen sind. Diese Formen bestätigen das hohe geologische Alter und die frühe Aufspaltung der letztgenannten Beutlergruppe, die mit richtigen Riesenformen im Quartär ausstarben. Bereits im Jungtertiär lassen sich in Australien bzw. Neuguinea drei Stammlinien (Palorchestinae mit *Palorchestes*, *Pitikantia* und *Ngapakaldia*, Zygomaturinae mit *Neohelos*, *Kolopsis*, *Kolopsoides* und *Zygomaturus*, Nototheriinae mit *Bematherium*, *Pyramios*, *Meniscolephus* und *Nototherium*) unterscheiden, zu denen im Pleistozän noch weitere Gattungen und die Diprotontinae mit *Diprotodon* kommen. Die ältesten Diprotodontiden sind Angehörige der Palorchestinen, die ursprünglich als Macropodiden klassifiziert wurden. Die Diprotodonten haben im Tertiär und im Pleistozän die Rolle der Huftiere übernommen und erreichten mit *Nototherium* und *Diprotodon* im Quartär Nashorngröße. Ursprünglich wegen der bilophodonten Backenzähne als Rüsseltiere angesehen und später in die Verwandtschaft der Plumpbeutler gestellt, haben neuere Untersuchungen und neue Fossilfunde die Eigenständigkeit dieser Beuteltiergruppe bestätigt, die erst im jüngsten Pleistozän ausgestorben ist. *Diprotodon optatum* lebte nach radiometrischen Altersdatierungen zusammen mit *Thylacoleo carnifex* und *Procoptodon goliah* noch als Zeitgenosse der australischen Ureinwohner vor 11 000 Jahren, wie absolute Datierungen ergeben haben. Die seinerzeitige Radio-Karbon-Datierung von 6 700 Jahren von *Diprotodon optatum* aus dem Lake Callabonna wird heute nicht anerkannt, da die Riesenbeutler in diesen Schichten fehlen.

In verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht erscheint der Nachweis von heute auf Neuguinea beschränkten Beuteltieren (z. B. *Dorcopsis*, *Peroryctes* bzw. *Echymipera*, *Phalanger* cf. *gymnotus*) in der pliozänen Fauna von Hamilton in Südaustralien (Victoria) von Bedeutung. Sie bestätigen das einstige Vorkommen dieser Beutler auf dem australischen Festland und machen weiter ihre erst spät erfolgte Einwanderung in Neuguinea wahrscheinlich. Nach der paläogeographischen und paläoklimatologischen Situation erfolgte diese erst im Plio-Pleistozän, wie dies etwa auch für die *Nothofagus brassii*-Gruppe unter den Pflanzen anzunehmen ist. Neuguinea wäre somit für manche Beuteltiere ein Rückzugsgebiet, wo die tertiärzeitlichen klimatischen Bedingungen auf dem australischen Festland noch heute gegeben sind. Aus der jungpliozänen Awe-Fauna von Neuguinea sind erstmals auch Reste von Nagetieren (Muridae) bekannt geworden. Die bisher ältesten Chiroptererenreste stammen aus dem Miozän.

Aus dem jüngeren Alttertiär der australischen Region sind verschiedene Meeres-säugetiere nachgewiesen. Es sind Urwale (Archaeoceti: *Kekenodon*), Zahnwale (Odon-toceti) und auch Bartenwale (Mysticeti). Die Zahn- und Bartenwale sind jeweils durch primitive Formen (Squalodontidae mit *Prosqualodon* einerseits, Cetotheriidae mit *Mauicetus* anderseits) aus dem Oligozän Neuseelands vertreten. Tertiäre Robbenreste sind bisher aus der australischen Region nicht bekannt geworden.

### 2.2.1.2. Pleistozäne Faunen

In den eiszeitlichen Faunen des australischen Kontinentes sind außer Beuteltieren und Eierlegern (Tachyglossidae mit *Zaglossus*, Ornithorhynchidae mit *Ornithorhynchus*) auch Nagetiere (Muridae) nachgewiesen. Unter den Beuteltieren ist das Auf-

treten zahlreicher, heute längst ausgestorbener Groß- und Riesenformen bemerkenswert, wie auch die bisher vorliegenden Reste der Ameisenigel (*Zaglossus*) auf größere Arten hinweisen. Die bekanntesten Faunen stammen aus Ablagerungen des Lake Callabonna und des Lake Colongulac, die zur jüngeren Eiszeit weite Teile Zentral- bzw. Südaustraliens bedeckten. Aus ihnen hat R. OWEN bereits im vorigen Jahrhundert die Großformen — abgesehen von *Thylacoleo* — beschrieben.

Unter den Diprotodontiden haben sowohl die ursprünglich als Groß-Känguruhs gedeuteten Palorchestinen (mit *Palorchestes*) als auch die übrigen Diprotodontiden (*Nototherium*, *Euowenia*, *Euryzygoma* und *Diprotodon*) Riesenformen hervorgebracht. Auch unter den Känguruhs (Macropodidae) treten mit den Kurzkieferkänguruhs (Sthenurinae mit *Sthenurus* und *Procoptodon*) richtige Großformen auf (Abb. 49). Es sind plumpbeinige Känguruhs, deren Hinterfüße durch Rückbildung der seitlichen Zehenstrahlen praktisch einzhig waren. Sie lebten neben „normalzehigen“ Känguruhs, die durch *Protomnodon*, *Troposodon*, *Macropus* vertreten sind. Großformen sind auch von den Rattenkänguruhs (*Propleopus*), den Plumpbeutlern (*Phascolonus* [= „*Scepanodon*“] *gigas*, *Ramsayia curvirostris*) und den Koalas bekannt geworden, wie auch *Sarcophilus* bedeutend größer war als heute.

Eine weitere, besonders bemerkenswerte eiszeitliche Großform ist der sogenannte „Beutellöwe“ (*Thylacoleo carnifex*), der wahrscheinlich kein Raubtier, sondern ein hochspezialisierter Pflanzenfresser war. Der Raubtiercharakter wird durch ver-

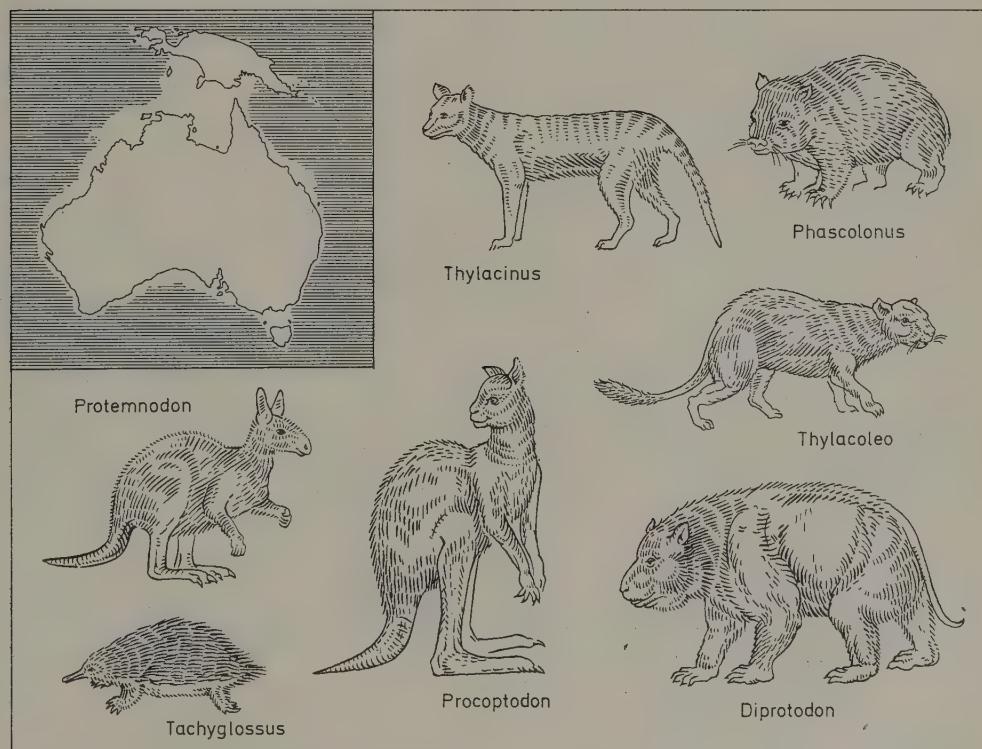


Abb. 49. Groß- (*Tachyglossus*, *Phascolonus*, *Protomnodon*) und Riesenformen (*Thylacoleo*, *Procoptodon*, *Diprotodon*) unter den eiszeitlichen Säugetieren Australiens. Beutelwölfe (*Thylacinus*) damals auch in Neuguinea heimisch.

größerte, stark schneidend ausgebildete Backenzähne, die mit der Brechscheren der Carnivoren verglichen wurden, hervorgerufen. *Thylacoleo* ist zweifellos ein aberannter Angehöriger der Kletterbeutler (Phalangeridae), wie das diprotodonten Vordergebiß und auch der Schädelbau dokumentiert. Eine Abtrennung als eigene Familie ist nicht gerechtfertigt. Mit *Thylacoleo crassidentatus* ist diese Gruppe (Thylacoleoninae) von Kletterbeutlern im ältesten Pleistozän vertreten, doch sind Angehörige dieser Unterfamilie bereits im Miozän (Bullock Creek-Fauna) nachgewiesen, die den langen Eigenweg dieser Beutlergruppe belegen.

Neben diesen Großformen sind Angehörige sämtlicher übrigen Beuteltierfamilien bekannt. Vielfach sind es ausgestorbene Arten, wie *Thylacinus rostralis* (Thylacinidae), *Vombatus pliocenus* (Vombatidae) sowie *Macropus titan*, *M. magister* und *M. pan* als Macropodiden, neben rezenten Formen, wie *Macrotis lagotis*, *Thylogale billardieri*, *Lagorchestes leporides*, *Bettongia penicillata*, *Eudromicia lepida*, *Gymnobelideus leadbeateri* und *Burramys parvus*. Die beiden letztgenannten Arten wurden lange Zeit für ausgestorben gehalten, bis erst vor wenigen Jahren einzelne lebende Exemplare entdeckt werden konnten. Bemerkenswert sind verbreitungsgeschichtliche Aspekte, die das einst viel ausgedehntere Verbreitungsareal einzelner Arten (z. B. Beutelwolf in ganz Australien und in Neuguinea, Koala auch in SW-Australien) dokumentieren. Im Jungpleistozän, vom Lake Menindee sowie den Wellington- und Mammoth-Caves, ist nunmehr auch der Ameisenbeutler (*Myrmecobius*) nachgewiesen, neben *Vombatus* und *Lasiorhinus*, *Perameles*, *Isoodon*, *Chaeropus* und *Macrotis*, *Phascolarctos*, *Antechinomys*, *Dasyurus*, *Sarcophilus* und *Thylacinus*.

Außer den Eierlegern und Beuteltieren treten in den eiszeitlichen Faunen auch Muriden auf, wie etwa *Mastacomys fuscus*, *Pseudomys higginsi* und *Conilurus albipes*. Im jüngsten Quartär erscheint auch der vom Menschen eingeführte australische Dingo (*Canis lupus familiaris dingo*). Er ist ebenso wie der Neuguinea-Dingo (Hallströms Hund) ein verwilderter Haushund.

Sämtliche Großformen unter den Beuteltieren verschwinden mit dem Ende der Eiszeit oder spätestens im frühen Holozän. Sie waren noch Zeitgenossen des damaligen Menschen, der Jagd auf sie machte, doch ist es fraglich, ob er sie ausgerottet hat. Verschiedentlich wird eine derartige Ausrottung mit den vom Menschen gelegten Buschbränden erklärt. Nahm man ursprünglich einen plötzlichen Klimawechsel gegen Ende der Eiszeit als Ursache des Aussterbens an, so machen neuere Untersuchungen einen langsamem Übergang von einem feucht-kühlen zum heutigen warm-trockenen Klima wahrscheinlich, der zu einer weitgehenden Trockenlegung der ausgedehnten, flachen Binnenseen geführt hat, was wiederum einen Vegetationswechsel zur Folge hatte. Dadurch wurde den Großbeutlern einfach der notwendige Lebensraum entzogen. Gegenwärtig erinnern noch völlig isolierte Reliktvorkommen von Tieren (z. B. Amphibien) und Pflanzen (z. B. Palmen, Cycadeen), deren nächste Verwandte in den feuchten Küstenregionen vorkommen, an das einst feuchtere Klima in ganz Inneraustralien.

Dieser bereits gegen Ende der Eiszeit einsetzende und für den Rückgang oder das Aussterben verschiedener Beuteltiere verantwortliche Klimawechsel wird heute durch die vom Menschen eingeführten plazentalen Säugetiere (Kaninchen, Fuchs), die vor allem als Konkurrenten gefährlich sind, fortgesetzt.

## 2.2.2. Südamerika

### 2.2.2.1. Mesozoische Faunen

Mesozoische Säugetierreste sind bisher nur aus der jüngsten Oberkreide von Peru (Laguna Umayo) bekannt geworden. Nach B. SIGÉ handelt es sich um Reste von Urhuftieren (Condylarthra: *Perutherium*) und Beuteltieren (Didelphidae mit *Alphadon*, Pediomyidae). So spärlich die Reste auch sind, so dokumentieren sie das hohe geologische Alter dieser beiden Säugetierstämme in Südamerika.

Aus der jüngsten Mittel-Trias Südamerikas konnten in den letzten Jahren hochspezialisierte säugetierähnliche Reptilien (Therapsida) mit einem doppelten Kiefergelenk (*Probainognathus*) nachgewiesen werden, die nach ROMER als Angehörige der Cynodontia zu klassifizieren sind. Sie belegen den Übergang von Reptilien zu Säugetieren, wie sie in ähnlichen Formen bisher nur aus Südafrika (*Diarthroglymnathus*) bekannt waren.

### 2.2.2.2. Alttertiäre Faunen

Weitaus günstiger ist die Fossildokumentation tertiärer und eiszeitlicher Säugetierfaunen Südamerikas. Da die fossilen Faunen vorwiegend aus dem südlichen Argentinien stammen, ist fast nur die Abfolge der tertiären und eiszeitlichen Faunen der offenen Landschaft in den Grundzügen bekannt. Die Geschichte der Waldfaunen ist bisher nur äußerst lückenhaft (z. B. aus Kolumbien, Brasilien, Bolivien) belegt. Dennoch zeigen schon die bisher bekannten Faunen, daß die Geschichte der südamerikanischen Säugetierfaunen wesentlich komplizierter verlief, als man auf Grund der rezenten Faunen anzunehmen geneigt ist. Sie belegen das Vorkommen zahlreicher gänzlich ausgestorbener Säugetierstämme und geben Aufschluß über das erste Auftreten der für die neotropische Region gegenwärtig so kennzeichnenden Säugetiergruppen. Dennoch sind noch zahlreiche Probleme offen. Da die paleozänen Säugetierfaunen nur Beuteltiere, Zahnarme (Xenarthra) und Urhuftiere samt deren Abkömmlingen, wie die Notoungulaten, enthalten, ist mit PATTERSON eine Barriere für Landsäugetiere zwischen Süd- und Mittelamerika anzunehmen, die einen allgemeinen Faunenaustausch verhinderte. Dies ist auch nach der damaligen paläogeographischen Situation anzunehmen. Jedenfalls existierte damals keine Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika. Diese Faunenbarriere wurde anscheinend nur in Form von „island hoppers“ durch Angehörige der genannten Stämme überwunden, sofern man sie nicht überhaupt als autochthone Elemente ansieht, wie etwa HOFFSTETTER, der die Beuteltiere, Xenarthren und primitive Huftiere (z. B. Condylarthra) als autochthon und nur die Nagetiere und Primaten als allochthone Elemente innerhalb der Paläoendemiten bewertet. Das Fehlen von Insektenfressern, Multituberculaten, Hyaenodonten und echten Raubtieren (Carnivora) in den alttertiären Faunen Südamerikas ist zweifellos auffällig.

Die ältesten Tertiärfaunen stammen aus jungpaleozänen Ablagerungen von Argentinien (Rio Chiquense) und Brasilien (Itaboraiense). Sie enthalten Reste von Beuteltieren, die bereits mit mehreren Familien vertreten sind. Die Beutelratten (Didelphidae mit *Protodidelphis*, *Didelphopsis*, *Marmosopsis* usw.) zeigen zwar Anklänge an die Pediomyinen der nordamerikanischen Ober-Kreide, sind jedoch als Angehörige der Didelphinae zu klassifizieren. Die Borhyaeniden sind mit *Patene* und *Eobrasilia*

nachgewiesen. Sie wurden einst als direkte Verwandte der australischen Raubbeutler angesehen, was möglicherweise für *Thylacinus* zutrifft. Die Polydolopiden (*Epidolops*) sind bereits hochspezialisierte Vertreter der Caenolestoidea. Der Nachweis derartiger Caenolestoidea dokumentiert deren hohes geologisches Alter. Das Fehlen von Caenolestiden in Nordamerika und das Vorkommen der rezenten Opossumratten (Caenolestidae) als „lebende Fossilien“ in Südamerika spricht für die Bodenständigkeit dieser Beuteltiergruppe in der Neotropis. Im Laufe des Alttertiärs entwickelten die Borhyaeniden marder-, hunde- und hyänen-, im jüngeren Tertiär sogar säbelzahnkatzenähnliche Typen als richtige Konvergenzerscheinungen zu den echten Raubtieren.

Von der zweiten endemischen Säugetiergruppe, den Zahnarmen (Xenarthra), liegen bisher nur dürftige Reste von Gürteltieren aus dem Paleozän vor. Erst im Eozän sind die Xenarthren reichlicher dokumentiert. Reste von Nagetieren und Affen sind bisher weder aus paleozänen noch eozänen Ablagerungen Südamerikas bekannt geworden. Dafür sind endemische Huftiergruppen unter den Urhuftieren (Condylarthra: Didolodontidae mit *Ernestokokenia*, *Lamegoia* und *Asmithwoodwardia*) und Notoungulaten (Notostylopidae mit *Homalostylops*, Henricosborniidae mit *Henricosbornia*, Oldfieldthomasiidae mit *Kibernikhoria* und *Colbertia*, Isotemnidae mit *Isotemnus*, Interatheriidae mit *Transpithecus* und *Notopithecus* sowie Colombitheriidae mit *Proticia* und *Colombitherium* als Angehörige der Pyrotheria), ferner die Litopterna (Proterotheriidae mit *Anisolambda*, *Ricardolydekkeria* und *Wainka*, Macraucheniiidae mit *Victorlemoinea*), Trigonostylopoidae (Trigonostylopidae mit *Trigonostylops*) und Xenungulata (Carodniidae mit *Carodnia*) sehr formenreich vertreten (Abb. 50). Sie haben während des Tertiärs, infolge des Fehlens „echter“ Huftiere (die, abgesehen von *Argyrohyus* im jüngsten Pliozän, erst im Pleistozän nach Südamerika gelangten), nicht nur pferde-, nashorn-, flußpferd- und kamelähnliche Typen hervorgebracht, sondern auch Hasen-, Nager-, Rüsseltier- und Schliefer-Typen sowie Formen mit affenähnlichem Gebiß entwickelt. Letztere wurden ursprünglich auch als solche klassifiziert und als Beweis für eine direkte Landverbindung mit Afrika angesehen. Dank ihres Formenreichtums haben sie — zusammen mit den übrigen endemischen Säugetiergruppen — praktisch sämtliche Lebensräume besiedelt und Lebensformtypen hervorgebracht, wie sie außerhalb Südamerikas nur von anderen Säugetierstämmen bekannt sind.

Diese durch die lange Separation Südamerikas bedingte, bemerkenswerte Sonderentwicklung der Säugetierfaunen führte letztlich zu dem noch heute so charakteristischen Faunenbild der neotropischen Region, obwohl es durch die Einwanderung zahlreicher Gruppen im Quartär noch wesentlich modifiziert wurde.

Im Eozän geht die im Paleozän begonnene Entwicklung weiter. Unter den Beuteltieren ist bei den Polydolopiden mit *Eudlops* und *Polydlops* der stammesgeschichtliche Höhepunkt dieser Caenolestoidea erreicht. Es sind im Backengebiß richtige Kammzähne ausgebildet, das Vordergebiß ist diprotodont, während das Gebiß der nunmehr auch vertretenen Opossumratten (Caenolestiden: *Progarzonia*) derartige Spezialisierungen vermissen läßt. Die Caenolestiden bestätigen damit die alte Erfahrungstatsache vom Überleben der ursprünglicheren gegenüber hochspezialisierten Formen. Die Beutelratten (Didelphiden) sind durch *Coöna* und durch die für die Neotropis kennzeichnenden Microbiotheriinen (*Ideodelphys*) vertreten, die Borhyaeniden durch die marder- und schleichkatzenähnlichen Gattungen *Arminiheringia*, *Patene* und *Procladosictis*. Unter den Xenarthren treten nunmehr neben Gürteltieren (Dasypodidae: *Utaetus*, *Pseudeutatus*, *Machlydotherium*) die ersten Riesengürteltiere (Glyptodontidae mit *Glyptatulus* und Palaeopeltidae mit *Palaeopeltis* = „*Pseudorophodon*“) und die ältesten Formen aus der Verwandtschaft der Riesenfaultiere

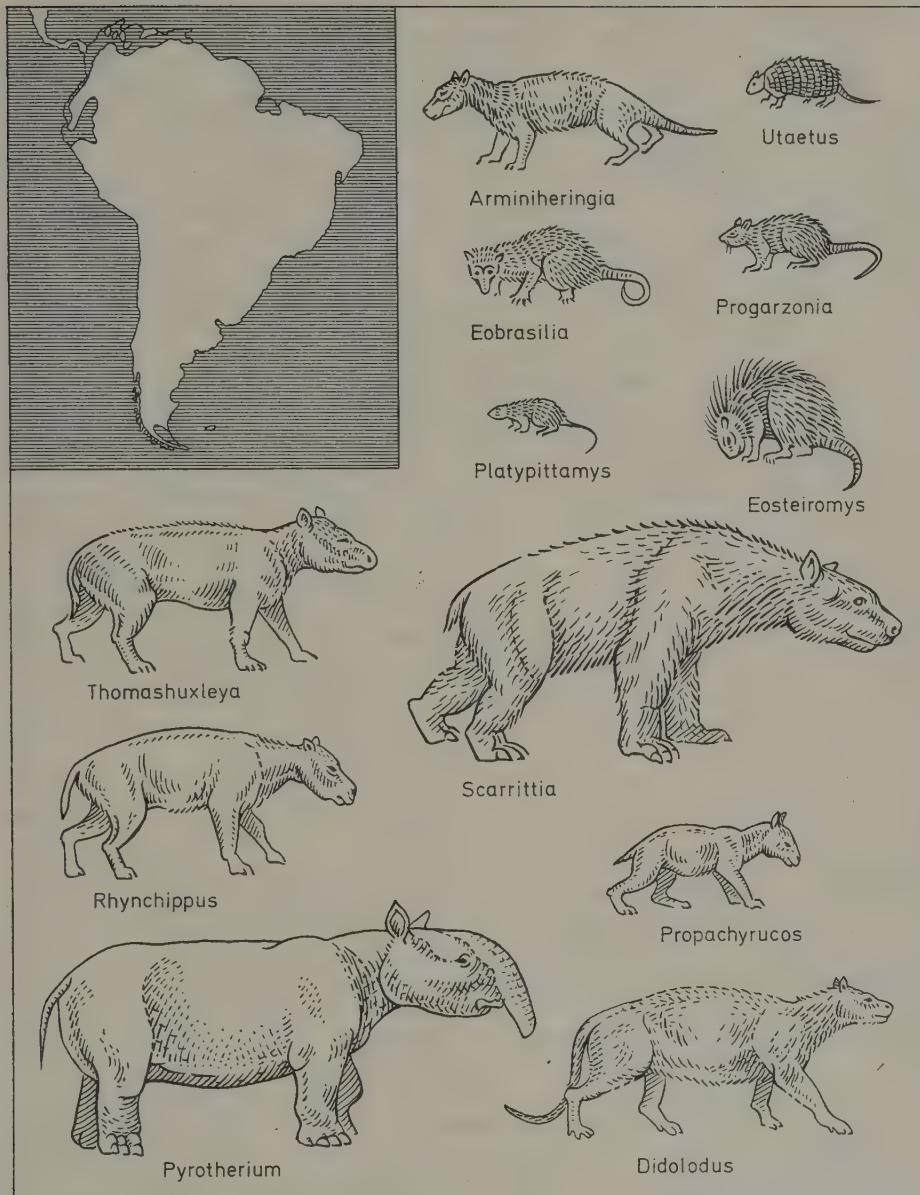


Abb. 50. Paläogeographie und Säugetiere des Alt-Tertiärs von Südamerika. Beachte Isolierung des Kontinentes. Die Fauna besteht durchwegs aus endemischen Formen, die den Beuteltieren (*Arminiheringia*, *Eobrasilia*, *Progarzonia*), „Zahnarmen“ (*Utaetus*), Nagetieren (*Platypittamys*, *Eosteromys*), Urhuftieren (*Didolodus*) und Notoungulaten (*Scarrittia*, *Rhynchippus*, *Propachyrucos*, *Thomashuxleya*, *Pyrotherium*) angehören. Angehörige völlig ausgestorbener Säugetierordnungen nach rechts orientiert.

(Gravigrada: Mylodontidae mit *Orophodon* und *Octodontotherium*<sup>1)</sup>) auf, die im Jungtertiär und Pleistozän richtige Großformen hervorbringen sollten.

Bei den Huftieren bahnt sich die Entwicklung zu mesazonen und parazonen Formen an, die dann im Jungtertiär als typische Konvergenzen zu Unpaarzehern und Paarhufern in Erscheinung treten. Neu ist das Vorkommen von Notohippiden (*Pseudostylops*) und Hegetotheriiden (*Eopachyrucos*) unter den Notoungulaten. Daneben sind auch die elefantenähnlichen Pyrotheria (Pyrotheriidae mit *Carollozittelia* und *Propyrotherium*) sowie erstmalig die Astrapotheria (mit *Albertogaudrya* und *Astraponotus*) nachgewiesen. Neu ist auch das Auftreten von altertümlichen Seekühen im Karibischen Raum (*Prorastomus sirenoides* aus dem Eozän von Jamaika).

Im Deseadense, das vermutlich dem älteren Oligozän entspricht, treten richtige Riesenfaultiere nunmehr auch mit den Megalonychiden (*Hapaloides*, „*Hapalops*“ *antistis*) auf, ferner sind erstmalig Nagetiere (Caviomorpha) und Primaten (Platyrrhini) nachgewiesen. Unter den Xenarthren finden sich außerdem auch gehörnte Gürteltiere (Peltephilidae mit *Peltephilus* und *Peltocoelus*) neben Stegotheriinen (*Pseudostegotherium*) und Dasypodinen (*Prozaedius*, *Proeutatus*) sowie Glyptodontiden (*Propalaeohoplophorus*).

Die Nagetiere sind im Oligozän durch Formen aus der Verwandtschaft der Baumstachler (Erethizontidae: *Protosteiomys*, *Eosteiomys*, *Hypsosteiomys*) und der vermutlichen Stammformen der übrigen Caviomorpha (Octodontidae: *Platypittamys*, *Branisamys*, *Incamys*, *Acaremys*) sowie durch Chinchilliden (*Scotamys*), Echimyiden (*Deseadomys*) und Eocardiiden (*Asteromys*, *Chubutomys*) nachgewiesen. Letztere bilden die Stammgruppe der im Jungtertiär formenreichen Caviiden und Hydrochoeriden. Die Herkunft der caviomorphen Nagetiere wird diskutiert. Sie sind zweifellos Immigranten. Während WOOD & PATTERSON sie als „Inselhüpfer“ von Paramyiden aus dem Jung-Eozän Nordamerikas ableiten, stammen sie nach LAVOCAT von eozänen Phiomorphen Afrikas ab, die per Drift nach Südamerika gelangten.

Durch *Branisella boliviensis* sind nunmehr auch die Primaten aus dem Alt-Oligozän (Deseadense) belegt. Damit ist die spätestens im Oligozän erfolgte Immigration der Primaten dokumentiert. Die Herkunft der neotropischen Affen wird auch gegenwärtig noch lebhaft diskutiert. Während sie SIMPSON und andere Autoren von nordamerikanischen Halbaffen (Omomyiden) ableiten, sieht HOFFSTETTER in den alttertiären Proto-Catarrhinen (Parapithecidae) Afrikas die Stammformen der Platyrrhinen und nimmt — wie auch für die südamerikanischen Nager — eine Drift aus Afrika an, die wohl im jüngeren Eozän erfolgt sein dürfte. Wenn auch die taxonomische Stellung von *Branisella* innerhalb der Primaten unsicher ist, so lassen sich nach den vorliegenden Gebißresten (3 Prämolaren) sowohl die Cebiden als auch die Callithrichiden von dieser Form ableiten.

Aus dem Colhuehuapiense Argentiniens, das mit dem Jung-Oligozän parallelisiert wird, ist mit *Dolichocebus gaimanensis* ein weiterer Vertreter der Platyrrhini bekannt. Er steht nach HERSHKOVITZ der Gattung *Homunculus* nahe und ist auch nach der Zahnformel als Angehöriger der Cebidae zu klassifizieren. Ursprünglich wurde *Dolichocebus* als Angehöriger der Callithrichiden klassifiziert. *Dolichocebus gaimanensis* ist ein kleinwüchsiger Cebide, der durchaus auch eine Ableitung der Krallenäffchen (Callithrichiden) zuläßt.

<sup>1)</sup> Die beiden letztgenannten Gattungen werden von HOFFSTETTER wegen des vermeintlichen Besitzes von Dermalverknöcherungen als Angehörige einer eigenen Gravigradenfamilie (Orophodontidae) angesehen. Es sind nach PATTERSON & PASCUAL jedoch primitive Mylodontiden, da die Dermalverknöcherungen auf Glyptodontiden (*Palaeopeltis*) zu beziehen sind.

Mit *Groeberia minoprio* ist weiters ein Säugetier mit einem richtigen Nagegebiß dokumentiert, das jedoch nach PATERSON als Angehöriger der Beuteltiere (Groeberiidae) anzusehen ist. Ihre Stellung innerhalb der Beuteltiere ist nach SIMPSON allerdings völlig ungewiß, die Stammformen sind unbekannt. Sie zeigt zugleich, wieviel von der altertiären Säugetierfauna Südamerikas noch unbekannt ist. *Proboryhaena* ist eine Großform unter den Borhyaeniden, die Caenolestiden sind durch die Palaeothentinen (*Pilchenia*, *Acdestis*), die Abderitinen (*Parabderites*, *Abderites*) und die Caenolestinen (*Pseudohalmarhiphus*) vertreten, während die Polydolopiden bereits verschwunden sind. Unter den Didelphiden sind praktisch nur die Microbiotheriinen (*Microbiotherium*) nachgewiesen.

Unter den Huftieren sind die Xenungulaten und Trigonostylopoidea völlig, die Condylarthren weitgehend verschwunden, dafür finden sich erstmalig Homalodotherien (*Asmodeus*), Leontiniden (*Scarrittia*, *Colpodon*), Mesotheriiden (*Trachytherus*, *Proedium*) und Toxodontiden (*Proadinothereum*) unter den Notoungulaten, während die Isotemniden mit *Pleurocoelodon*, die Notohippiden mit *Rhynchippus* und *Morphippus*, die Hegetotheriiden mit *Propachyrucos* und die Pyrotherien mit *Pyrotherium* vertreten sind. *Parastrapotherium* und *Astrapotherium* sind als Angehörige der Astrapotheria zu erwähnen. Unter den Litopterna sind sowohl die Proterotheriiden mit etlichen Gattungen, wie *Eoprotherotherium*, *Deuterotherium* und *Prothoatherium*, als auch die Macraucheniden (*Cramauchenia*, *Paramacrauchenia*) nachgewiesen. Sie dokumentieren die Formen- und Artenfülle der damaligen Huftierfauna Südamerikas.

Mit *Caribosiren* von Puerto Rico sind Gabelschwanzsirenen (Dugongidae) im Oligozän der Karibischen See belegt. Auch *Lophiodolodus chaparralensis* aus dem Alt-Oligozän Kolumbiens ist nach McKENNA eine Seekuh (? Manatidae) und kein Angehöriger der Condylarthren.

### 2.2.2.3. Jungtertiäre Faunen

Mit dem mittleren Miozän (Santacruzense) wird die Fossildokumentation wesentlich besser (Abb. 51). Die Beuteltiere befinden sich in voller stammesgeschichtlicher Entfaltung und sind durch Didelphiden (Didelphinae: *Hondadelphis* und *Marmosa*; Microbiotheriinae: *Microbiotherium*), Borhyaeniden (*Cladosictis*, *Prothylacinus*, *Thylacodictis*, *Borhyaena*), Caenolestiden (Caenolestinae: *Halmarhiphus*, *Stilotherium*, *Garzonia*; Palaeothentinae: *Palaeothentes*; Abderitinae: *Abderites*) und wohl auch durch die eigenartigen Necrolestiden (*Necrolestes*) vertreten. *Necrolestes patagonicus* dürfte ein hochspezialisierter, subterrane lebender Beutler sein. Er ist bis in die jüngste Zeit als Insektenfresser bzw. Angehöriger der Zahnarmen angesehen worden, bis PATERSON auf Grund der Gebißformel die Beutlernatur wahrscheinlich machen konnte. Die zahndodonten Backenzähne erinnern an jene der afrikanischen Goldmulle bzw. des australischen Beutelmulles.

Im Pliozän kommt es innerhalb der Borhyaenoidea zur Entstehung richtiger Säbelzahnbeutler (Thylacosmilidae mit *Thylacosmilus*), die durch die Verlängerung der Oberkieferereckzähne, durch einen Fortsatz der Unterkiefersymphyse und durch die schneidend ausgebildeten Backenzähne den echten Säbelzahnkatzen unter den Raubtieren (z. B. *Eusmilus*) überraschend ähnlich sind. *Chasicostylus* aus dem Alt-Pliozän vermittelt morphologisch zwischen den Borhyaeniden und den Thylacosmiliden, von denen mit *Hyaenodonops* und *Achlysictris* weitere pliozäne Angehörige bekannt sind. Sie verschwinden im jüngsten Pliozän (Chapadmalalense) wieder. Echte Säbelzahnkatzen erscheinen erst im ältesten Pleistozän (UQuiense). Innerhalb der

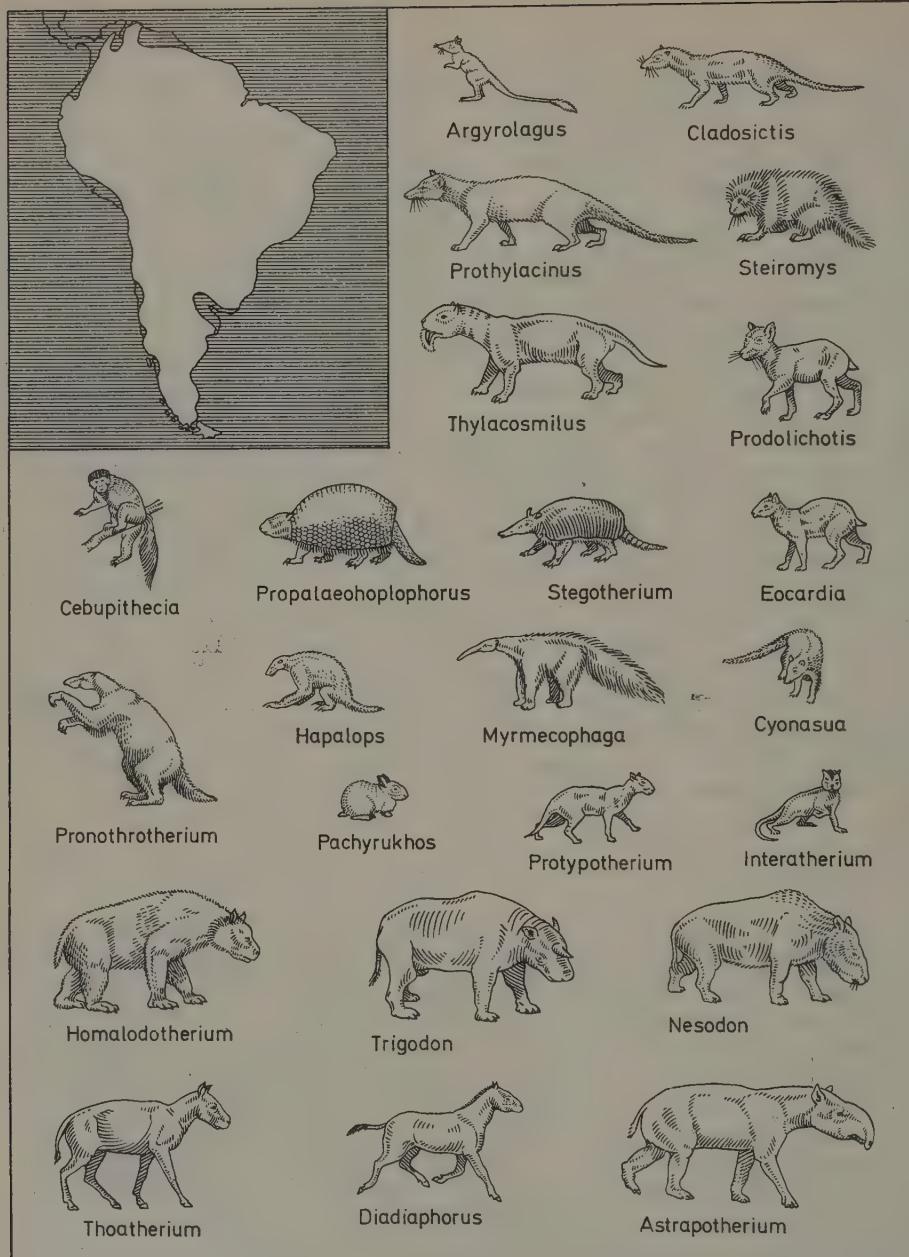


Abb. 51. Paläogeographie im Miozän und jungtertiäre Säugetiere in Südamerika. Kontinent noch bis zum jüngsten Tertiär von Mittelamerika getrennt. Außer Paläoendemiten (Beuteltiere [*Argyrolagus*, *Cladosictis*, *Prothylacinus*, *Thylacosmilus*], „Zahnarme“ [*Propalaeohoplophorus*, *Stegotherium*, *Pronothrotherium*, *Hapalops*, *Myrmecophaga*], Caviomorpha [*Steiromys*, *Prodolichotis*, *Eocardia*], Neuweltaffen [*Cebupithecia*], Astrapotheria [*Astrapotherium*], Notoungulata [*Pachyrukhos*, *Protypotherium*, *Interatherium*, *Homalodotherium*, *Trigodon*, *Nesodon*] und Litopterna [*Thoatherium*, *Diadiaphorus*]) auch vereinzelt schon „Neoendemiten“ (*Cyonasua* als Nasenbär). Figuren nur annähernd im gleichen Größenverhältnis dargestellt.

Didelphiden entstehen am Ende des Tertiärs neben Didelphinen (*Lutreolina*, *Marmosa*, *Hondadelphis*) und Microbiotheriinen mit *Sparassocynus* (Sparassocyninae) wieselartig differenzierte Beutler. Mit *Argyrolagus* (= ? *Microtragulus*) und verwandten Formen haben die südamerikanischen Beuteltiere im Pliozän sogar springmausähnliche Typen hervorgebracht. Sie sind bisher aus Argentinien und Bolivien bekannt geworden. Es sind Angehörige einer eigenen, im Pleistozän (*Uquiense*) wieder ausgestorbenen Familie (Argyrolagidae), die ähnlich wie *Sparassocynus* als Bewohner der offenen Landschaft angesehen werden können, wie auch die Begleitfauna anzeigt.

Die Xenarthren sind nunmehr auch durch Ameisenfresser (Myrmecophagidae: *Promyrmecophaga*) vertreten, und unter den Gravigraden sind sämtliche Stämme (Mylodontidae: *Nematherium*, *Promylodon* und *Scelidotherium*; Megalonychidae: *Hapalops*, *Schismotherium*, *Neohapalops*; Megatheriidae: *Planops*, *Pronothrotherium*, *Metathericulus*) nachgewiesen. Im Jungtertiär gelangten Riesenfaultiere — soweit man nach der Differenzierung der eiszeitlichen Formen auf den großen Antilleninseln schließen kann — auch nach Westindien und mit *Glossotherium* im jüngeren Pliozän sogar nach Nordamerika. Da damals noch keine Landbrücke über Mittelamerika existierte, kam es zu keinem richtigen Faunenaustausch. Dieser setzte erst im Pleistozän ein. Sichere Reste fossiler Baumfaultiere fehlen bisher gänzlich, was zweifellos nur auf die für diese Gruppe ungünstigen fossilen Erhaltungsbedingungen zurückzuführen ist.

Von den gepanzerten Xenarthren (Cingulata) sind die Peltephiliden (*Peltephilus*, *Eripeltephilus*), Dasypodiden (*Stegotherium*, *Plaina*, *Proeuphractus*, *Prozaëdius*, *Proeutatus*, *Macroeuphractus*) und Glyptodontiden (*Palaeohoplophorus*, *Cochlops*, *Protoglyptodon*, *Propanochthus* usw.) häufig. Vereinzelt treten Großformen (*Plaina*) auf, doch sind richtige Riesenformen nicht bekannt. Die weitere Differenzierung innerhalb der Glyptodontiden erfolgte bereits im Jungtertiär, indem im Pliozän die Vorfürher der eiszeitlichen Großformen unter den Glyptodontinen und Doedicurinen erscheinen.

Reste von Caviomorphen sind zahlreich. Während des Jungtertiärs treten erstmalig Maras und Meerschweinchen (Caviidae: *Prodolichotis* und *Palaeocavia*) sowie Wasserschweine (Hydrochoeridae: *Protohydrochoerus*, *Nothydrochoerus*) als Nachkommen der Eocardiiden, ferner Pakaranas (Dinomyidae einschließlich Eumegamyniae: *Potamarchus*, *Eumegamys*, *Phoberomys*, *Tetrastylus*), Chinchilla-Ratten (Abrocomidae: *Protabrocoma*) und Kamm-Ratten (Ctenomyidae: *Actenomys*) auf. Die beiden letztgenannten Familien sind spezialisierte Abkömmlinge der Trugratten (Octodontidae), die durch *Palaeoctodon* vertreten sind. Die Dinomyiden, die gegenwärtig nur mehr durch eine einzige Art (*Dinomys branickii*) in den Urwäldern Kolumbiens bis Boliviens vorkommen, waren im Jungtertiär weit verbreitet und haben die größten bisher bekannten Nagetiere hervorgebracht. Einzelne Arten aus dem Pliozän erreichten die Größe von Bären (*Eumegamys paranensis*) bzw. kleiner Nashörner (*Telicomys*). Aber auch unter den mehr ans Laufen angepaßten Wasserschweinen (Protohydrochoerinae) traten mit *Protohydrochoerus* tapirgroße Formen auf. Agutis (Dasyproctidae), Chinchillas (Chinchillidae: *Prolagostomus*, *Plilagostomus*), Stachellratten (Echimyidae: *Adelphomys*), Biberratten (*Myocastoridae* mit *Myocastor*) und die Baumstachler (Erethizontidae mit *Steiomys*) waren gleichfalls verbreitet.

Fossilfunde von den Breitnasenaffen sind zwar spärlich, doch dokumentieren sie die bereits erfolgte Aufspaltung in verschiedene Gruppen. *Homunculus* und *Pitheciulus* aus dem älteren Miozän sind zweifellos Cebiden. *Homunculus* zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit primitiven rezenten Cebiden wie *Aotes* und *Callicebus*. Die jungtertiären Gattungen *Cebupithecia*, *Stirtonia* und *Neosaimiri* aus dem Jung-Miozän (Friasense)

von Kolumbien sind gleichfalls Cebiden und nach HERSHKOVITZ einerseits Angehörige ausgestorbener Unterfamilien (*Cebupithecinae* und *Stirtoninae*), andererseits solche der *Saimirinae*.

Erstmals sind nun auch placentale Raubtiere durch Procyoniden mit *Cyonasua* im jüngsten Miozän (Huayqueriense) und *Chapalmalania* im Chapadmalalense, das dem jüngsten Pliozän entspricht, nachgewiesen. Sie haben den südamerikanischen Kontinent vermutlich als „Inselhüpfer“ erreicht, da zu dieser Zeit noch kein richtiger Faunenaustausch mit Zentral- und Nordamerika stattgefunden hat. Dieser hat seinen Höhepunkt im UQuiense, im ältesten Pleistozän, erreicht. Mit *Conepatus* sind erstmals auch die Musteliden im Chapadmalalense vertreten. Erst im UQuiense (Pleistozän) erscheinen auch Caniden (*Protocyon*), Feliden („*Smilodontidion*“ = *Smilodon*) und Ursiden (*Arctodus*) als weitere Angehörige der Raubtiere (s. u.).

Die jungtertiäre Huftierfauna Südamerikas ist durch endemische Notoungulaten und Litopteren gekennzeichnet. Weiters ist das Vorkommen von auf den übrigen Kontinenten mit dem Ende der Eozänzeit ausgestorbenen Urhuftieren (*Condylarthra*) im tropischen Südamerika (Didolodontidae mit *Megadolodus* aus dem Jung-Miozän von Kolumbien) bemerkenswert. Eine Parallele dazu bildet das Überleben von Sebecosuchiern (*Sebecus*) unter den Krokodilen im Miozän von Kolumbien und Peru. Unter den Litopterna treten Einhufer (*Thoatherium*) auf. Es sind keine Einhufer im taxonomischen Sinn, also Equiden, sondern nur gleichsinnig angepaßte Huftiere der damaligen Steppengebiete. *Thoatherium* und die gleichaltrige dreizehige Gattung *Diadiaphorus* aus dem Santacruzense sind Angehörige der Proterotheriiden. Bemerkenswert ist, daß das Einhuferstadium bei diesen südamerikanischen Huftieren viel früher erreicht wurde als bei den Equiden. Die Proterotheriiden starben bereits im Pliozän (*Proterotherium*) wieder aus. Die Macraueniiden als zweiter Litopteren-Stamm entwickelten im Jungtertiär im Aussehen entfernt lamaähnliche, jedoch dreizehige Formen mit geschlossener Zahnreihe und der Tendenz zur Verschiebung der Nasenöffnung auf die Schädeloberseite, was mit einer Rüsselbildung in Zusammenhang gebracht wird. Als wichtigste Gattungen seien *Theosodon* (Miozän), *Scalabrinitherium* und *Promacrauenia* (Pliozän) genannt. Die Macraueniiden waren keine Wasserbewohner, wie verschiedentlich angenommen wurde, sondern eher an Sandstürmen ausgesetzte Trockengebiete angepaßte Huftiere.

Unter den viel arten- und formenreicheren jungtertiären Notoungulaten sind paarhuferähnliche, zweizehige Formen (*Miocochilius*) neben fünfzehigen, durch Scharkrallen an Ancylopoden erinnernde Typen (*Homalodotherium*) bekannt, die wohl eine der bemerkenswertesten Parallelen zu außerneotropischen Huftieren bilden. Unter den Toxodonten sind die Isotemniden und Leontiniden verschwunden und die Toxodontiden mit *Nesodon*, *Adinotherium*, *Xotodon* und *Trigodon* als wichtigste Gattungen sowie die Notohippiden mit *Notohippus* zu erwähnen. Richtige Riesenformen, wie sie aus dem Quartär bekannt sind, fehlen. Die im Habitus vielfach nagerähnlichen Typotheria sind durch die Mesotheriiden (*Eutypotherium*, *Pseudotypotherium*, *Plesiotypotherium*) und die Interatheriiden (*Interatherium*, *Prototypotherium*) vertreten, während die Hegetotheria, die sich am ehesten mit Lagomorphen vergleichen lassen, mit *Hegetotherium*, *Pseudhegetotherium*, *Prosotherium* und *Munizia* typische Vertreter stellen. Es sind kleinwüchsige Notoungulaten, die durch die verlängerten Hintergliedmaßen, den kurzen Schwanz, die vergrößerten Schneidezähne, „gefensterte“ Oberkieferknochen und den Unterkiefer nicht nur im Aussehen hasenähnlich gewirkt haben müssen. Die meisten Angehörigen der Hegetotheria sterben im Pliozän, die letzten zur Eiszeit aus.

Im Miozän sind die Manatis (Trichechidae) mit *Potamosiren* aus Süßwasserablagerungen Kolumbiens nachgewiesen. Damit ist die einstige Auffassung, die Rundschwanz-

sirenen hätten Südamerika nicht vor dem Pleistozän erreicht, endgültig widerlegt. Neuerdings sind auch Dugongiden (*Metaxytherium*) aus dem Miozän Kubas beschrieben worden.

Fossile Robbenreste sind spärlich. Mit *Prionodelphis rovereti* (Phocidae: Monachinae) ist ein vermutlicher Vorläufer der Südrobben aus dem Pliozän Argentiniens nachgewiesen. Außerdem sind Otariiden und Phociden (Monachinae) von Peru bekannt. Diese Robbenreste sprechen dafür, daß die Besiedlung der subantarktischen Gewässer längs der südamerikanischen Küsten erfolgt ist. Ob dies ausschließlich längs der pazifischen Küste der Fall war, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden (vgl. auch S. 145 wegen *Prionodelphis capensis*).

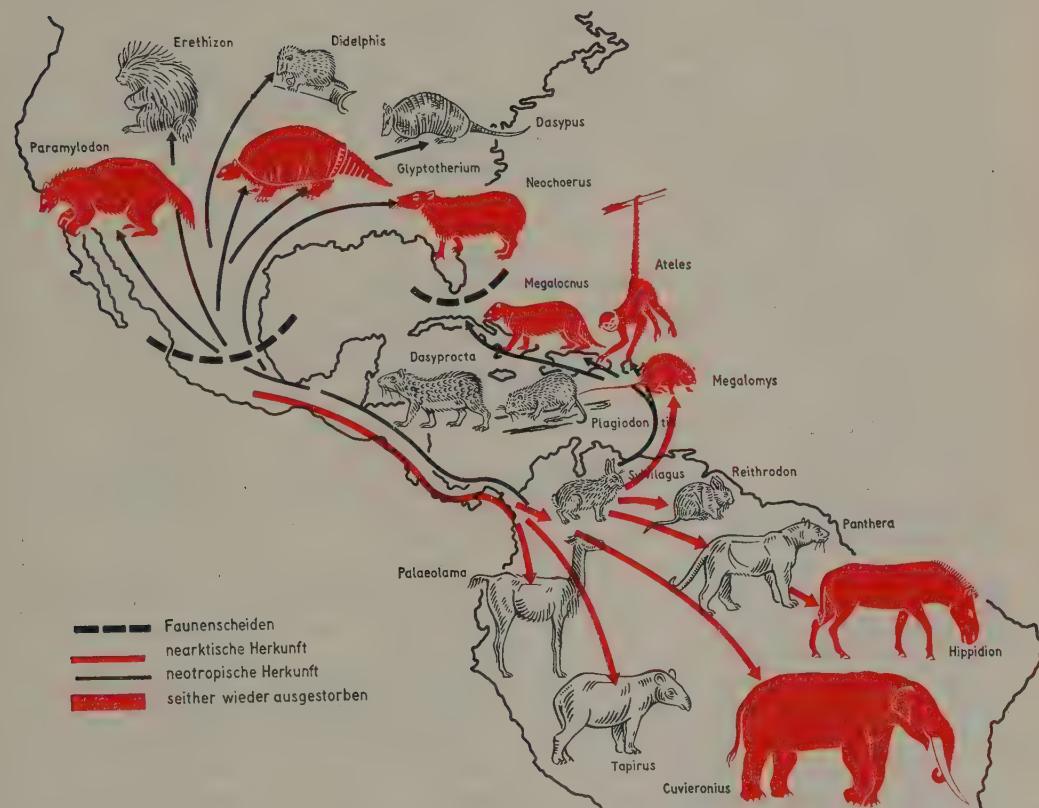


Abb. 52. Faunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika im Plio-Pleistozän und die Besiedlung Westindiens durch Breitnasenaffen, Gravigraden und Nagetiere (Elasmodontomyidae, Capromyidae und Cricetidae). Die Einwanderung „echter“ Huftiere (Paar- und Unpaarhufer), von Raubtieren, Rüsseltieren, Hasenartigen und hamsterartigen Nagetieren führt zu einem völlig neuen Faunenbild. Gleichzeitig wandern auch Beuteltiere (z. B. *Didelphis*), „Zahnarme“ (z. B. *Dasypus*, *Glyptotherium*, *Paramylodon*) und caviomorphe Nagetiere (z. B. *Neocherus*, *Erethizon*) nach Zentral- und Nordamerika aus. Einwanderer in Südamerika nach rechts gerichtet.

### 2.2.2.4. Pleistozäne Faunen

Die Zusammensetzung der pleistozänen Säugetierfaunen ist von jener der tertiärzeitlichen völlig verschieden. Über den im jüngsten Tertiär entstandenen Panama-Isthmus kommt es im Chapadmalalense und Quiense zu einem intensiven Faunaustausch mit Mittel- und Nordamerika, der das Bild der südamerikanischen Faunen völlig verändert (Abb. 52). Während des Pleistozäns erscheinen Paarhufer mit den Nabelschweinen (Tayassuidae: *Platygonus*, *Tayassu*), den Lamas (Camelidae: *Hemimuchenia*, *Protauchenia* = *Palaeolama*, *Lama*) und den Hirschen (Cervidae: *Ozotoceras*, *Antifer*, *Morenelaphus*, *Epieuryceros*, *Odocoileus*, *Mazama*, *Hippocamelus* und *Pudu*), Unpaarhufer mit Tapiren (Tapiridae: *Tapirus*) und Einhufern (Equidae: *Hippidion*, *Onohippidium* und *Equus* [*Amerhippus*]). Unter den Rüsseltieren<sup>1)</sup> sind es Mastodonten (Gomphotheriidae) mit *Cuvieronius* (= „*Cordillerion*“), *Stegomastodon* und *Haplomastodon*, unter den Raubtieren nunmehr neben den schon erwähnten Procyoniden und Musteliden auch die Caniden, Feliden und die Ursiden. Die beiden erstgenannten Familien sind durch *Procyon*, *Brachynasua* und *Nasua* bzw. *Mustela*, *Grison* (= *Galictis*), *Grisonella*, *Conepatus* und *Lutra* vertreten, während die Hundeargenten (Canidae) durch *Aenocyon*, *Dusicyon*, *Protocyon* und *Speothos*, die Katzenartigen (Felidae) durch *Felis* (*Puma*), *Leopardus*, *Panthera* und *Smilodon* und die Bären (Ursidae) mit den Tremarctinae (*Arctodus* [= „*Arctotherium*“]) nachgewiesen sind. Dazu kommen die Nagetiere mit den Myomorphen, die erstmalig mit *Proreithrodion* im Montehermosense (= Chapadmalalense) auftreten. Im Pleistozän sind sie durch weitere Cricetiden (Hesperomyini: *Zygodontomys*, *Akodon*, *Oryzomys* und *Reithrodion*) vertreten. Die Lagomorphen zählen mit den Leporiden (*Sylvilagus*) zu den jüngsten Immigranten.

Die meisten dieser Formen sind echte Einwanderer, andere entstanden erst in Südamerika selbst als autochthone und endemische Elemente (Abb. 53). Die Formen- bzw. Artenfülle unter den Hesperomyinen wird durch HERSHKOVITZ mit einer bereits im Miozän erfolgten Immigration aus Nordamerika zu erklären versucht. Angesichts der raschen Evolution sowohl innerhalb der holarktischen Wühlmäuse (Arvicolidae) als auch der australischen Muriden (Pseudomyinae) im Quartär erscheint diese bisher durch Fossilfunde nicht gestützte Annahme von HERSHKOVITZ nicht sehr wahrscheinlich. Nicht nur der fehlende Nachweis im Miozän, sondern auch die stetige Zunahme der Gattungen vom Montehermosense bis zum Lujanense spricht gegen eine bereits vor dem Pliozän erfolgte Einwanderung.

Es ist verständlich, daß eine derartige — wenn auch nicht plötzlich erfolgte — Einwanderung zahlreicher Säugetierstämme für die heimische Fauna Südamerikas nicht ohne Folgen blieb. Auf die sich in entgegengesetzter Richtung ausbreitenden Gruppen wird im Kapitel Nordamerika hingewiesen.

Von den Beuteltieren verschwinden die Borhyaenidae und Argyrolagiden nunmehr völlig (letzte Vertreter aus dem Montehermosense bzw. Quiense bekannt), so daß als einzige Stämme nur mehr die Didelphiden und Caenolestiden übrig bleiben. Es sind bisher nur rezente Gattungen (*Didelphis*, *Lutreolina*) bekannt geworden. Die Caviomorphen behaupten sich zwar gegenüber den Einwanderern, doch kommt es besonders unter den Hydrochoeriden und den Dinomyiden des südamerikanischen Festlandes am Ende des Tertiärs zum Aussterben der meisten Formen, so daß von diesen Familien aus dem Pleistozän Südamerikas nur *Neochoerus*, *Hydrochoerus*

<sup>1)</sup> Die Herkunft eines Zahnes von *Mammuthus columbi* aus Französisch-Guyana ist nicht gesichert. Elefanten (Elephantidae) haben sich mit den Mammuten südwärts bis Panama ausgebreitet.

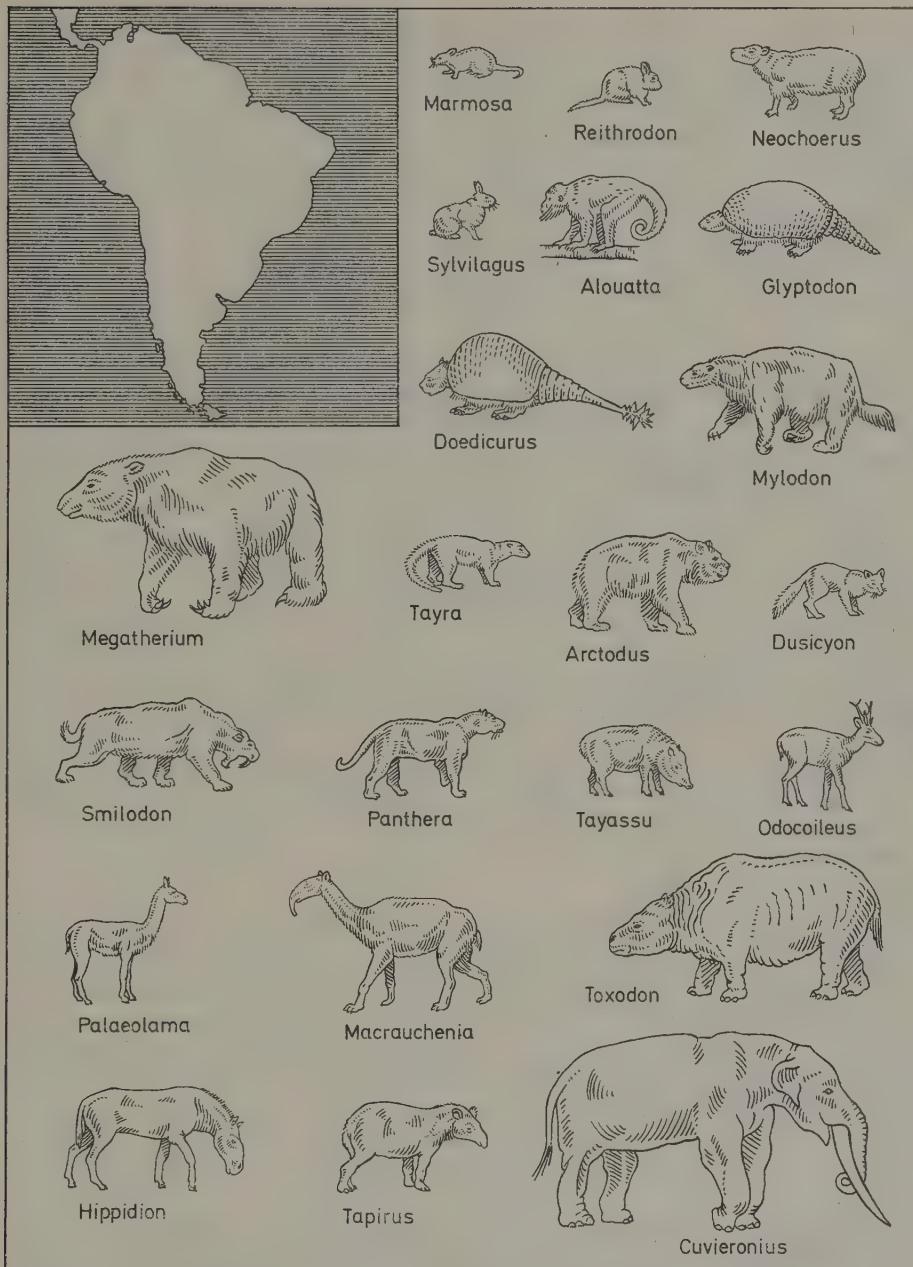


Abb. 53. Paläogeographie und Säugetiere des Pleistozäns Südamerikas. Paläoendemiten mit Beuteltieren (*Marmosa*), Caviomorpha (*Neocherus*), „Zahmarme“ (*Glyptodon*, *Doedicurus*, *Mylodon*, *Megatherium*), Notoungulaten (*Toxodon*) und Litopteren (*Macrauchenia*) stark von den nearktischen Immigranten (nach rechts orientiert), wie Cricetiden (*Reithrodon*), Lagomorphen (*Sylvilagus*), Raubtieren (*Tayra*, *Arctodus*, *Dusicyon*, *Smilodon*, *Panthera*), Paarhufer (*Tayassu*, *Odocoileus*, *Palaeolama*), Unpaarhufer (*Hippidion*, *Tapirus*) und Rüsseltiere (*Cuvieronius*) zurückgedrängt. Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.

und *Dynomys* bekannt sind. Auf den Antillen hingegen sind die Heptaxodontidae („Elasmodontomyidae“) zur Eiszeit artenreich und mit richtigen bärengroßen Riesenformen (*Amblyrhiza inundata*) vertreten. Diese Nager sind nur aus Westindien bekannt und haben sich auf diesen Inseln entwickelt, was auch für die Baum- oder Ferkelratten (Capromyiden) zutrifft. Die letzten Heptaxodontiden (*Quemisia gravis*) wurden im 16. Jahrhundert, also bald nach Ankunft der Spanier, ausgerottet. Demgegenüber sind die Capromyiden gegenwärtig noch durch mehrere Gattungen (*Capromys*, *Geocapromys* und *Plagiodontia*) vertreten. Unter den übrigen Caviomorphen macht sich die „Invasion“ nearktischer Elemente kaum bemerkbar, was auch im Einklang mit dem Vordringen dieser Caviomorphen nach Mittelamerika steht. Sie scheinen in ihren ökologischen Nischen keine entsprechenden Konkurrenten zu haben.

Für die Platyrrhinen sind wegen der geringen Fossildokumentation kaum exakte Aussagen möglich, doch läßt die gegenwärtige Formenfülle und die im Quartär erfolgte Ausbreitung nach Zentralamerika darauf schließen, daß die Breitnasenaffen von der quartären Faunen „invasion“ nicht weiter betroffen wurden. Viel eher dürften die durch den Wechsel von feuchteren und trockeneren Perioden bedingten Vegetationsverschiebungen während des Quartärs über Isolationsmechanismen zur weiteren Differenzierung vor allem im Bereich des Amazonasbeckens beigetragen haben. Aus jungpleistozänen bis holozänen Ablagerungen der Lagoa Santa-Höhlen in Brasilien (Minas Geraes) sind verschiedene rezente Gattungen bekannt geworden. Tiergeographisch bemerkenswert ist der Nachweis der ausgestorbenen Platyrrhinen-Gattung *Xenothrix* aus dem Quartär Jamaikas und das einstige Vorkommen von *Ateles* auf Kuba. *Xenothrix mcgregori* ist nach HERSHKOVITZ als aberrante, insulare Reliktf orm anzusehen und bildet den bisher einzige bekannten Vertreter einer eigenen Familie (Xenothricidae).

Von den Antillen sind weiters auch Insektenfresser aus der Verwandtschaft der Schlitzrüssler (Solenodontidae mit *Antillogale* von Haïti) und der Nesophontidae (*Nesophontes* von Kuba und Puerto Rico) bekannt. Es sind Reste von erst in der geologischen Gegenwart ausgestorbenen Gattungen, die als Inselbewohner Großformen hervorgebracht haben.

Die Xenarthra waren im Pleistozän durch die seither ausgestorbenen Glyptodontiden und Gravigraden noch artenreich vertreten. Sie waren in tropischen Breiten ebenso heimisch wie in außertropischen und sind zeitweise bis weit nach Nordamerika (Alaska) vorgedrungen. Ihr verschiedentlich erst im frühen Holozän erfolgtes Aussterben zeigt, daß die pleistozäne „Invasion“ placentaler Säugetiere dafür nicht verantwortlich gemacht werden kann. Dies bestätigen auch die eiszeitlichen Großformen als Zeitgenossen placentaler Einwanderer. Unter den Glyptodontiden haben sowohl die Doedicurinen mit *Doedicurus* und *Panochthus* als auch die Glyptodontinen mit *Glyptodon* und *Chlamydothereum* (= „*Boreostracon*“) richtige Riesenformen entwickelt und damit ihren stammesgeschichtlichen Höhepunkt erreicht. Es waren Pflanzenfresser mit einem massiven, knöchernen Rumpfpanzer und mehr oder weniger beweglichen Schwanzröhren. Nach dem hypsodonten Backengeiß, der Lage des Kiefergelenkes und der gut entwickelten Kaumuskulatur waren es vermutlich Grasfresser. Die Hoplophorinen (mit *Hoplophorus*) waren dagegen im Jungtertiär formenreicher entwickelt. Die Gürteltiere (Dasypodidae) sind hauptsächlich durch rezente Gattungen (*Chaetophractus*, *Euphractus*, *Cabassous*, *Dasypus*) vertreten. Mit *Pampatherium* (= „*Chlamytherium*“) ist eine Großform der Dasypodiden benannt, die bis nach Nordamerika verbreitet war (= *Holmesina*). Unter den Gravigraden sind Groß- und Riesenformen innerhalb sämtlicher Stämme bekannt. Unter den Megalonychiden sind es *Nothrotherium* und *Megalonychops* vom Festland sowie

*Mesocnus*, „*Microcnus*“ und *Megalocnus* von den Antillen als Inselformen. Die Mylodontiden waren mit den Scelidotheriinen (*Scelidotherium*) und den Mylodontinen (*Mylodon*, *Glossotherium*) verbreitet. Das Riesenfaultier *Mylodon* („*Grypotherium*“) *domesticum* aus der Höhle Ultima Esperanza in Patagonien wurde einst als ein von den dortigen Ureinwohnern gehaltenes Haustier angesehen, was jedoch nicht zutrifft. Die Megatheriiden waren mit den Riesenformen *Megatherium* im außertropischen, mit *Eremotherium* im tropischen Bereich verbreitet. Es waren bodenbewohnende Blatt- und Zweigfresser. Baumfaultiere sind fossil unbekannt, die Ameisenfresser (*Myrmecophagidae*) nur spärlich dokumentiert (*Myrmecophaga* und *Tamandua*).

Von den Litopterna überlebten nur mehr die Macraucheniiiden mit *Macrauchenia* als hochspezialisierter Endform, während von den Notoungulaten noch mehrere Stämme existierten, unter denen sogar richtige Riesenformen bekannt sind. Dies gilt vor allem für *Toxodon platense* aus der jungpleistozänen Pampasformation Argentiniens, einer mehr als nashorngroßen Art. Die Toxodonten waren ausgesprochene Pflanzenfresser mit hochkronigen Backenzähnen. Die Typotheria waren durch *Mesotherium*, *Typotheridion* und *Bravardia* (Mesotheriiden), die Hegetotheria durch *Paedotherium* (Hegetotheriidae) vertreten. Auch sie waren typische Bewohner der offenen Landschaft, die den tropischen Breiten fast völlig fehlen.

Am Ende des Pleistozäns oder erst im frühen Holozän verschwinden die Litopteren, Notoungulaten, Gravigraden, Glyptodonten, Einhufer und Rüsseltiere, während verschiedene Nager (Sciuridae: *Sciurus*; Heteromyidae: *Heteromys*) und Spitzmäuse (Soricidae: *Cryptotis*) als jüngste Einwanderer aus Nord- bzw. Mittelamerika erscheinen. In der Nacheiszeit kommt es zweifellos noch zu beträchtlichen Faunaverschiebungen, ohne daß das Faunenbild dadurch grundsätzlich verändert wird.

Unterschiede innerhalb der jungpleistozänen Faunen lassen nicht nur eine Großgliederung in einen tropischen und nichttropischen Bereich zu, sondern nach Hoffstetter auch eine Untergliederung des äquatorialen Bereiches in eine pazifische, andine und eine Amazonas-Region zu. Allerdings erschweren gerade diese ökologisch bedingten Unterschiede eine altersmäßige Gliederung räumlich weit entfernter Faunen.

### 2.2.3. Afrika und Madagaskar

Die Kenntnis der vorzeitlichen Säugetierfaunen Afrikas konnte in den vergangenen Jahren bedeutend erweitert werden. Die Ergebnisse dieser vor allem in Nord- und Ostafrika durchgeführten Grabungen und Aufsammlungen haben manche neue Erkenntnisse auch in verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht gebracht.

#### 2.2.3.1. Mesozoische Säugetiere Afrikas

Aus dem Mesozoikum Afrikas sind bisher keine Säugetierfaunen bekannt geworden. Es sind nur Einzelfunde, deren taxonomische Position (Therapsiden oder Prototheria) verschiedentlich diskutiert wird.

So wurde *Tritylodon primaevus* aus der Ober-Trias von Südafrika seinerzeit als geologisch ältestes Säugetier angesehen. Vollständigere Fossilfunde verwandter Formen aus der jüngsten Trias Europas und Ostasiens (*Oligokyphus*, *Bienotherium*) zeigten jedoch, daß keine dieser Gattungen als Säugetiere, sondern als säugetierähnliche Reptilien (Therapsidae: Tritylodontidae) zu klassifizieren sind. Das Unterkiefergelenk ist als primäres Kiefergelenk (Quadrato-Articulargelenk) entwickelt,

ein sekundäres oder Squamoso-Dentalgelenk ist nicht ausgebildet. Dieses ist zwar bei *Diarthrognathus* aus der Ober-Trias Südafrikas neben dem primären Kiefergelenk ausgebildet, doch wird auch diese Gattung allgemein als Angehörige der Therapsiden (Ictidosauria) angesehen.

Mit *Erythrotherium parringtoni* (Morganucodontidae) und *Megazostrodon* (Sinoconodontidae) aus der Ober-Trias des Basutolandes (= Lesotho) sind erstmals primitive Säugetiere (Prototheria) nachgewiesen, die als Angehörige der Triconodonta bzw. Docodonta klassifiziert werden. Verwandte Formen sind aus dem Rhäto-Lias von Europa und Asien bekannt geworden. *Erythrotherium* und *Megazostrodon* zählen somit zu den geologisch ältesten Säugetieren, bei denen neben dem sekundären Kiefergelenk noch das Quadrato-Articulargelenk entwickelt ist. Sie besitzen daher auch nur ein Gehörknöchelchen im Mittelohr. Das Backengebiß entspricht jedoch durch die Differenzierung dem primitiveren Säugetieren. Es waren vermutlich nächtlich lebende Insektenfresser mit einer terrestrisch-arboricolen Lebensweise.

Von weiteren mesozoischen Säugetieren liegt bisher nur ein zahnloses Unterkieferfragment aus dem jüngsten Jura der Tendaguru-Schichten Ostafrikas vor (*Brancatherulum tendaguruense*). Es handelt sich nach SIMPSON um einen Angehörigen der Pantotheria.

### 2.2.3.2. Alttertiäre Faunen Afrikas

Paleozäne und alteozäne Säugetiere waren aus Afrika bis vor kurzem nicht bekannt. Neuerdings gelang aus dem älteren Paleozän von Marokko der Nachweis von Raubtieren und Insektenfressern (Palaeoryctidae ind.). Rest von Beuteltieren oder Multituberculaten konnten nicht nachgewiesen werden. Infolge dieser dürftigen Dokumentation liegen die Anfänge der äthiopischen Säugetierfauna daher noch völlig im Dunkeln. Da außerdem die alttertiären Faunen nur aus dem nördlichen Teil des Kontinentes stammen, wird die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis vollends verständlich. Dennoch geben die Fossilfunde wertvolle Aufschlüsse über die Faunengeschichte. Sie bestätigen einerseits einen wiederholten faunistischen Kontakt mit der Paläarktis und der orientalischen Region, andererseits durch das Vorkommen endemischer Gruppen die Sonderstellung der äthiopischen Region (Abb. 54).

Die sonstigen ältesten Säugetierfaunen sind vornehmlich aus den mittel- und jungeozänen Mokattam-Schichten Ägyptens bekannt. Es sind marine Küstenablagerungen, die Reste von Ur-Walen (Archaeoceti: Protocetidae mit *Protocetus* und *Eocetus*; Dorudontidae mit *Dorudon* und Basilosauridae mit *Basilosaurus* [= „Zeuglodon“] und *Prozeuglodon*), Seekühen (Sirenia: Dugongidae [einschließlich „Protosirenidae“] mit *Protosiren* und *Eotheroides* [= „Eosiren“ = „Archaeosiren“]) und Rüsseltieren (Proboscidea: Moeritheriidae mit *Moeritherium* und Barytheriidae mit *Barytherium*) enthalten. Sonst sind nur Einzelfunde aus dem Mitteleozän bekannt: *Pappocetus* aus Nigerien als Angehöriger der Protocetiden; *Moeritherium* aus Westafrika und *Libya* aus Libyen als Sirene sowie möglicherweise Halbaffen (*Azibius*, ? Paromomyiformes) und Schliefer (Hyracoidea) aus der algerischen Sahara. Nach SZALAY ist *Azibius* kein Halbaffe, sondern eher ein Angehöriger der hypsodontiden Condylarthra. Für *Pappocetus* ist die Zugehörigkeit zu *Protocetus* nicht ganz auszuschließen.

Die Ur-Wale sind zwar bereits an das Wasserleben angepaßte Säugetiere, doch sind bei den primitiven Formen, wie etwa *Protocetus atavus*, Merkmale von Landsäugetieren vorhanden, die eine Ableitung von solchen dokumentieren. Bei den Basilosauriden kommt es zur Verlängerung der Rumpfwirbel und damit zu einem fast

schlangenähnlich verlängerten Körper, doch sind verschiedene, als ursprünglich zu bewertende Merkmale vorhanden, wie nur wenig nach hinten verschobene Nasenöffnung, Fehlen der Teleskopie der Schädelknochen und primitives Gehirn. Sie zeigen, daß erst geringe Anpassungen an die wasserbewohnende Lebensweise erfolgt waren. Nach dem Bau der Gehörregion ist nach POMPECKI und FLEISCHER eine Ultraschallorientierung bei den Urwalen auszuschließen.

Die eozänen Sirenen waren wohl gleichfalls bereits dem Wasserleben angepaßt, doch ist der Schädel gestreckt und die Schnauzenregion nicht oder nur schwach

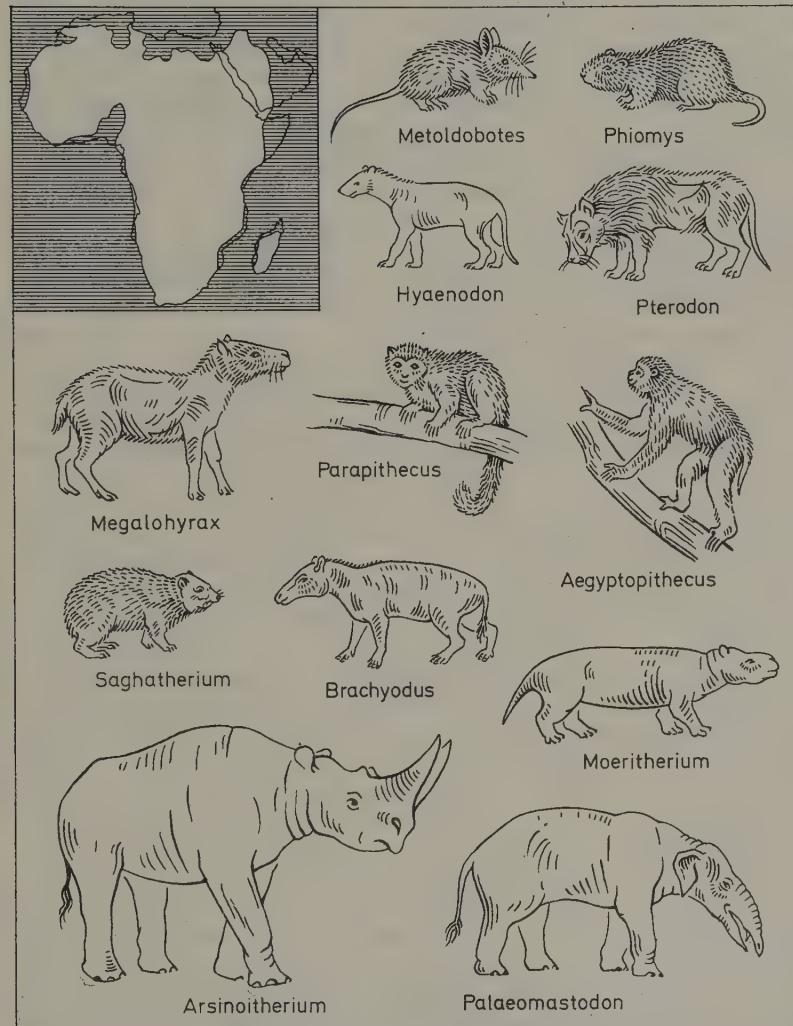


Abb. 54. Paläogeographie und Säugetiere im Alttertiär von Afrika. Kontinent meist durch Tethys von Eurasien isoliert. Rüsseltiere (*Moeritherium*, *Palaeomastodon*), (?) Embrithopoden (*Arsinoitherium*), Schliefer (*Saghatherium*, *Megalohyrax*), Rüsselspringer (*Metoldobotes*) und phiomorphe Nager (*Phiomys*) als Paläoendemiten, zu denen die Affen bzw. ihre Vorfahren (*Parapithecus*, *Aegyptopithecus*), die Hyaenodonten (*Hyaenodon*, *Pterodon*) und die Paarhufer (Anthracotherien: *Brachydodus*) als alte Einwanderer kommen. Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.

abgeknickt, das Gebiß ist vollständig, und es ist kaum eine Differenzierung in vergrößerte Schneidezähne eingetreten. Die Seekühe zeigen eine typische „Tethys“-Verbreitung, indem sie im Eozän bis in die Karibische See (Jamaika) und im Jungtertiär sowohl bis nach Kalifornien als auch bis in den Indischen Ozean verbreitet waren.

Besonders interessant ist jedoch der Nachweis von Landsäugetieren durch Rüsseltiere und Primaten. Mit *Moeritherium* sind tapirgroße, jedoch rüssellose Formen bekannt, die nach ihrer Lebensweise mit den heutigen Flußpferden verglichen werden können. Dies läßt die Lage der Nasen-, Augen- und Ohrenöffnungen ebenso vermuten wie das Vorkommen. Es waren kurzbeinige „Proboscidea“ mit einem stark verlängerten Rumpf, wie SIMONS gezeigt hat. Schon aus diesem Grund kommen sie als direkte Stammformen der erdgeschichtlich jüngeren Rüsseltiere nicht in Betracht. TOBIEN und auch R. J. G. SAVAGE sehen dagegen in *Moeritherium* überhaupt keinen Angehörigen der Proboscidea, sondern nehmen auf Grund der semiaquatischen Lebensweise und des posteranialen Skelettes verwandtschaftliche Beziehungen zu den Sirenen an bzw. betrachten sie als deren Schwestergruppe. Auch MATSUMOTO verweist auf Gemeinsamkeiten mit Sirenen im Schädelbau. Diese sind jedoch eher als symplesiomorphe Merkmale zu bewerten. Der Bau des Endocranums und die „trends“ im Gebiß (Vergrößerung der  $I^2$  und  $I_2$ ) sprechen für die Zugehörigkeit zu den Proboscidea. Die Moeritherien bilden zweifellos nicht die Stammformen der übrigen Rüsseltiere, sondern nur eine Seitenlinie.

Mit *Barytherium* ist ein weiterer Stamm der Proboscidea (Barytheriidae) nachgewiesen, der — wie erst kürzlich gefundene vollständige Skelettfunde aus Libyen vermuten lassen — nach HARRIS (in MAGLIO) den Vorfahren der jungtertiären Dinothieren nahestand. Damit erscheint auch die Herkunft der Dinothieren aus Afrika gesichert.

Nicht weniger bemerkenswert sind die Faunen aus dem Oligozän Ägyptens. Sie stammen aus den sog. fluviomarinen Schichten und darüber liegenden Horizonten. Außer den nunmehr durch *Moeritherium* und Palaeomastodonten (Gomphotheriidae = „Mastodontidae“: *Palaeomastodon* einschl. *Phiomia*) vertretenen Proboscidiern und Schliefern (Hyracoidea) sind Arsinoitherien (Embrithopoda), Paarhufer (Artiodactyla: Anthracotheriidae), „Urraubtiere“ (Hyaenodonta), Nagetiere (Hystricomorpha bzw. Phiomorpha und Anomaluromorpha), Rüsselspringer (Macroscelidea) und Affen ([Proto-] Catarrhini) nachgewiesen. Diesen paläogenen Faunen kommt in tiergeographischer Hinsicht besondere Bedeutung zu, da ein Vergleich mit gleichaltrigen paläarktischen Faunen möglich ist. Allerdings ist mit einer entsprechenden Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung im Alttertiär der äthiopischen Region zu rechnen.

Wesentlich ist der Nachweis von Rüsseltieren, Schliefern, Phiomorphen, Rüsselspringern und Altweltaffen, die bisher nicht aus gleichaltrigen oder älteren außerafrikanischen Faunen bekannt wurden. So ist von den einst als Menschenaffen (Pongidae) klassifizierten Gattungen *Pondaungia* und *Amphipithecus* aus dem Jung-Eozän von Burma erstere nach von KOENIGSWALD ein Urhauptier (Condylarthre), letztere hingegen wahrscheinlich ein Halbaffe (Prosimiae, ? Omomyidae). *Pseudorhynchocyon cayluxi* aus den alttertiären Phosphoriten Frankreichs ist nach SIGÉ ein Angehöriger der Insektenfresser (Leptictidae). Für die obgenannten Säugetiergruppen ist daher die Entstehung auf dem afrikanischen Festland anzunehmen. Es sind Paläoendemiten, zu denen wohl auch noch die bisher aus dem Alttertiär nicht nachgewiesenen Erdferkel (Tubulidentata; die systematische Zugehörigkeit von *Ptolemaia* ist unsicher. SIMONS & GINGERICH vermuten Beziehungen zu den Tubulidentaten), Goldmulle (Chrysocloriden), Borstenigel (Tenrecidae) und die Spring-

hasen (Pedetidae) kommen. Angehörige dieser Paläoendemiten scheinen nicht vor dem Jungtertiär nach Eurasien gelangt zu sein. Andrerseits hat bereits im Alttertiär ein gewisser Faunenaustausch stattgefunden, wie etwa das Vorkommen von Halbaffen, Anthracotherien und Hyaenodonten dokumentiert.

Unter den Rüsseltieren kommen nunmehr neben den Moeritherien auch primitive Mastodonten (*Palaeomastodon* mit *Phiomia* als Untergattung) vor, bei denen der verlängerte Gesichtsschädel eine rüsselartig vergrößerte Oberlippe und Stoßzähne im Ober- und Unterkiefer aufwies. Die niedrigkronigen Backenzähne bestehen aus mehreren hintereinander angeordneten Höckerreihen.

Als Vertreter einer eigenen Ordnung (Embrithopoda) ist *Arsinoitherium zitteli* anzusehen. Dieser stark nashorngröÙe Pflanzenfresser zeigt eine Merkmalskombination, wie sie sonst unbekannt ist. Plump, fünfstrahlige Gliedmaßen, ein vollständiges Gebiß aus hochkronigen, zweijochigen Backenzähnen und ein mit zwei Paar Knochenzapfen (riesige Nasen- und kleine Stirnzapfen) versehener Schädel sind die wichtigsten Kennzeichen dieses Säugetierstammes, von dem bisher nur *Palaeoamasia* aus Anatolien bekannt geworden ist. Die Zugehörigkeit des auf wenigen isolierten Zahnresten beruhenden *Criivadiatherium mackennai* aus dem Oligozän Rumäniens zu den Embriothopoden ist nicht gesichert.

Die Schliefer waren im Oligozän recht formenreich vertreten, was auf eine bereits im Eozän Afrikas erfolgte Radiation schließen lässt. Es sind mindestens zwei Stämme mit mehreren Gattungen zu unterscheiden, unter denen auch richtige Großformen nicht fehlten. Die langsnauzigen Geniohyiden (einschließlich Titanohyracidae) umfassen mittelgroÙe bis großwüchsige Arten. Die Ausbildung des Gebisses ist recht unterschiedlich, indem bunodonte bis selenolophodonte Backenzähne ausgebildet sind (*Bunohyrax*, *Geniohyus*, *Thyrohyrax*, *Megalohyrax* und *Titanohyrax*). Über das postcraniale Skelett dieser Genera ist wenig bekannt, doch kommt es bei den miozänen Geniohyiden ähnlich den Proterotheriiden und den Equiden durch Reduktion der seitlichen Zehenstrahlen zu dreizehigen Arten mit verstärkter Mittelzehe. Diese hippomorphen Tendenzen zeigen, daß es Bewohner der offenen Landschaft waren. Die kurzschnauzigen Formen („Saghatheriidae“) sind durch kleine bis mittelgroÙe Arten vertreten (*Saghatherium*, *Pachyhyrax*), die im Molarenbau zwar auch das selenolophodonte Grundmuster besitzen, sich aber wesentlich ursprünglicher verhalten als die rezenten Klippschliefer. Verschiedentlich werden sie auch zu dieser Familie (Procaviidae) gestellt.

Die erst durch PATTERSON erkannte systematische Zugehörigkeit von *Metoldobotes* (= „*Metolbodes*“) zu den Macroscelidea weist auf die Autochthonie der Rüssel springer in Afrika hin. Die Macroscelidea sind ein sehr alter Säugetierstamm, dessen Eigenständigkeit gegenüber den Insektenfressern diskutiert wird. *Metoldobotes stromeri*, ursprünglich als Mixodectide, später als Erinaceide klassifiziert, ist im Gebiß durch die Molarisierung des P, bereits hochspezialisiert, doch sind die Backenzähne niedrigkronig.

Besonders wertvoll sind jedoch die Primatenfunde. Interessanterweise sind bisher keine Halbaffen aus dem Oligozän bekannt geworden. Es sind vielmehr Reste primitiver ausgestorbener Affen (Parapithecidae mit *Parapithecus* und *Apidium*) und richtige Catarrhinen (Schmalnasenaffen). Die Parapitheciden zeigen verschiedene, von den Catarrhinen nicht bekannte Merkmale, wie drei Prämolaren, callithricider Fazialschädel, platyrrhinoïdes Petrosum und ein Gehirn (Endocranialausguß), das gleichfalls an primitive Neuweltaffen erinnert. Ob diese Übereinstimmungen bzw. Ähnlichkeiten auf direkten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Platyrhinen beruhen oder ob es gemeinsame Primitivmerkmale sind und eine Parallelentwicklung vorliegt, ist zwar nicht mit Sicherheit zu entscheiden, doch scheint eher ersteres

zuzutreffen. Neben diesen Formen treten mit *Propriopithecus* (= „*Moeripithecus*“) und *Oligopithecus* im älteren, mit *Propriopithecus*, „*Aeolopithecus*“ und *Aegyptopithecus* im jüngeren Oligozän richtige Catarrhinen mit der typischen Zahnformel (2 1 2 3) auf. Es sind, wenn man von *Oligopithecus* mit unsicherer systematischer Stellung absieht, Angehörige primitiver Hominoidea, die als Vorläufer der miozänen Pongiden bzw. auch der (?) Hylobatiden angesehen werden. Es waren quadrupede und nach SIMONS arboricole Formen.

Die Nagetierreste gehören einer Gruppe hystricomorpher Formen an (Thryonomyoidea: *Phiomia*, *Metaphiomys*, *Gaudeamus* und *Phiocricetomys*), die nicht nur die Stammformen der miozänen Phiomyiden, sondern auch der heutigen Rohr- und Felsenratten (Thryonomyidae und Petromuridae) bilden. Nach LAVOCAT sind eozäne Phiomyiden auch die Ahnenformen der südamerikanischen Caviomorphen. Setzt man die Richtigkeit dieser Annahme, die durch apomorphe Merkmale — also Spezialhomologien an den rezenten Formen — bestätigt wird, voraus, so bedeutet dies, daß die Caviomorphen äthiopischer Herkunft sind. Spärliche Knochenreste aus dem Oligozän des Fayum machen auch das Vorkommen von Anomaluriden (? *Paranomalurus*) wahrscheinlich. Vollständigere Funde dieser Dornschwanzhörnchen liegen erst aus dem Miozän vor.

Paarhufer sind bisher nur durch Nichtwiederkäuer (Anthracotheriidae: *Bothriogenys* und *Rhagatherium*, Cebochoeridae: *Mixtotherium*) nachgewiesen. Es sind ausgestorbene, im Aussehen entfernt an Schweine bzw. Flußpferde erinnernde Paarhufer, die in verwandten Formen aus dem Eo-Oligozän von Europa und Südasien bekannt sind. Nach SIMONS sind die Pondaung-Anthracotherien übrigens kongenerisch mit jenen aus dem Oligozän Afrikas.

Zuletzt seien die Hyaenodonten erwähnt. Aus dem afrikanischen Oligozän sind bisher nur Angehörige der Hyaenodontiden bekannt geworden. Der Nachweis mehrerer Gattungen (*Hyaenodon*, *Metasinopa*, *Pterodon*, *Apterodon*) läßt die einstige Artenfülle vermuten. Arten dieser Genera sind außer *Metasinopa* auch aus gleichaltrigen oder älteren Ablagerungen Europas beschrieben worden. *Metasinopa* ist von *Paracynohyaenodon* aus Europa kaum zu trennen. Sie bestätigen — zusammen mit den Anthracotheriiden — den Faunenaustausch mit der Paläarktis im jüngeren Alttertiär. Vertreter der Arctocyoniden und Mesonychiden als Condylarthra konnten bisher aus dem Alttertiär Afrikas nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Wenn auch die alttertiären Säugetierfaunen Afrikas erst sehr lückenhaft bekannt sind und dem Fehlen ganzer Gruppen (z.B. Tenrecoidea, Chrysoclorida, Pedetidae, Bathyergidae, Condylarthra, [?] Tubulidentata, Perissodactyla) kein übertriebener Wert beizumessen ist, so ist das Vorkommen der als autochthon erkannten Macroscelidea, Hyracoidea, Proboscidea, Thryonomyoidea und Catarrhini um so wertvoller.

### 2.2.3.3. Jungtertiäre Faunen Afrikas

Erst in den letzten Jahren sind zahlreiche jungtertiäre Faunen bekannt geworden. Die aus Nord-, Zentral-, Ost- und Südwestafrika beschriebenen, z. T. sehr reichen jungtertiären Faunen bestätigen die obigen Befunde und geben weiters interessante Einblicke in die Fossilgeschichte der afrikanischen Säugetiere. Sie werden ergänzt durch die pleistozänen Faunen, die vor allem aus Nord-, Ost- und Südafrika bekannt sind.

Zur Altersdatierung ist zu sagen, daß verschiedene altmiozäne Faunen nicht dem Altmiozän (Burdigal) Europas entsprechen, sondern dem älteren Mittelmiozän

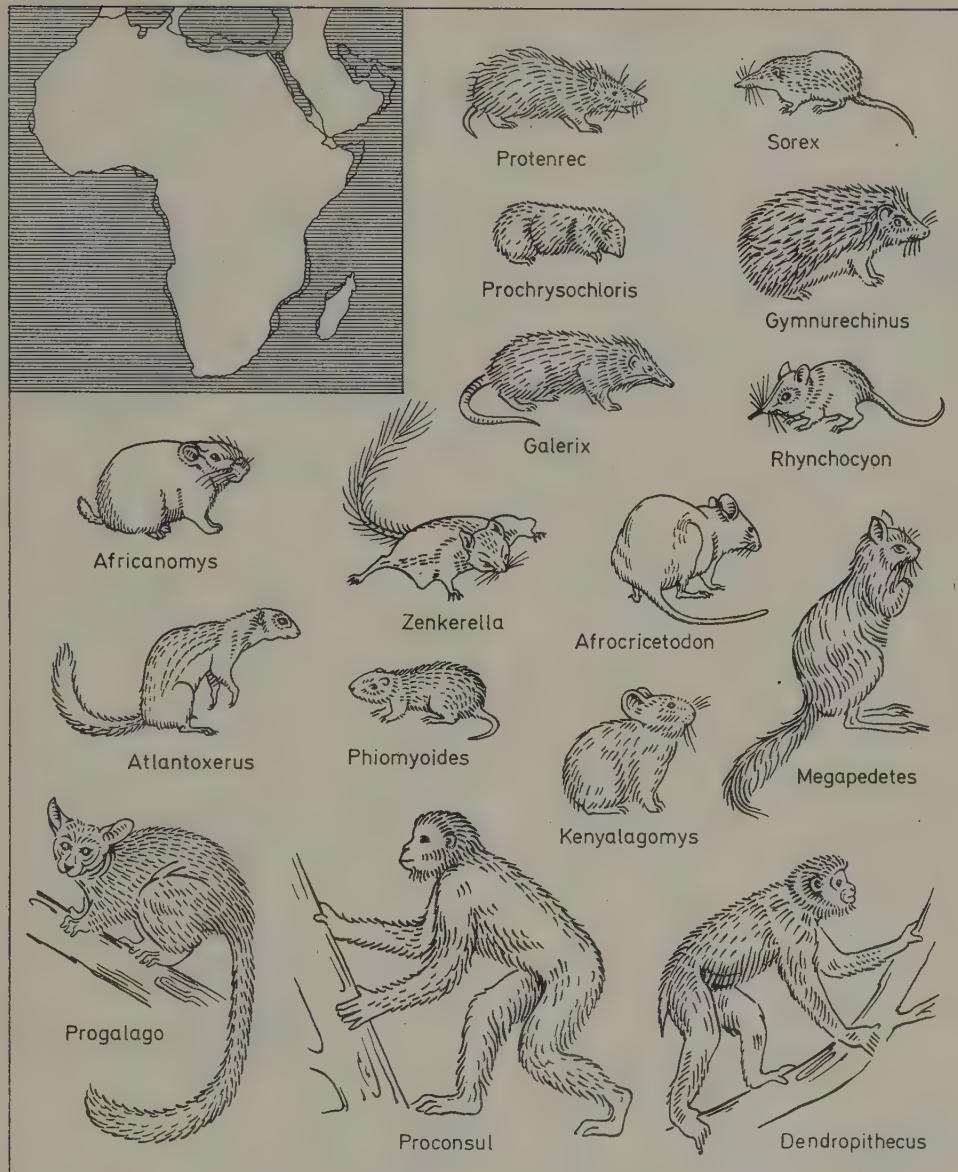


Abb. 55. Paläogeographie und Säugetiere im Jung-Tertiär von Afrika I. Chrysochlorida (*Prochrysochloris*), Tenrecomorpha (*Protorenc*), Rüsselspringer (*Rhynchocyon*), Primaten (*Progalago*, *Proconsul*, *Dendropithecus*), Springhasen (*Megapedetes*) und phiomorphe Nager (*Phiomoides*) als Paläoendemiten, Spitzmäuse (*Sorex*), Igel (*Gymnurechinus*, *Galerix*), verschiedene Nager (*Africanomys*, *Atlantoxerus*, *Zenkerella*, *Afrocrictodon*) und Pfeifhasen (*Kenyalagomys*) als Einwanderer.

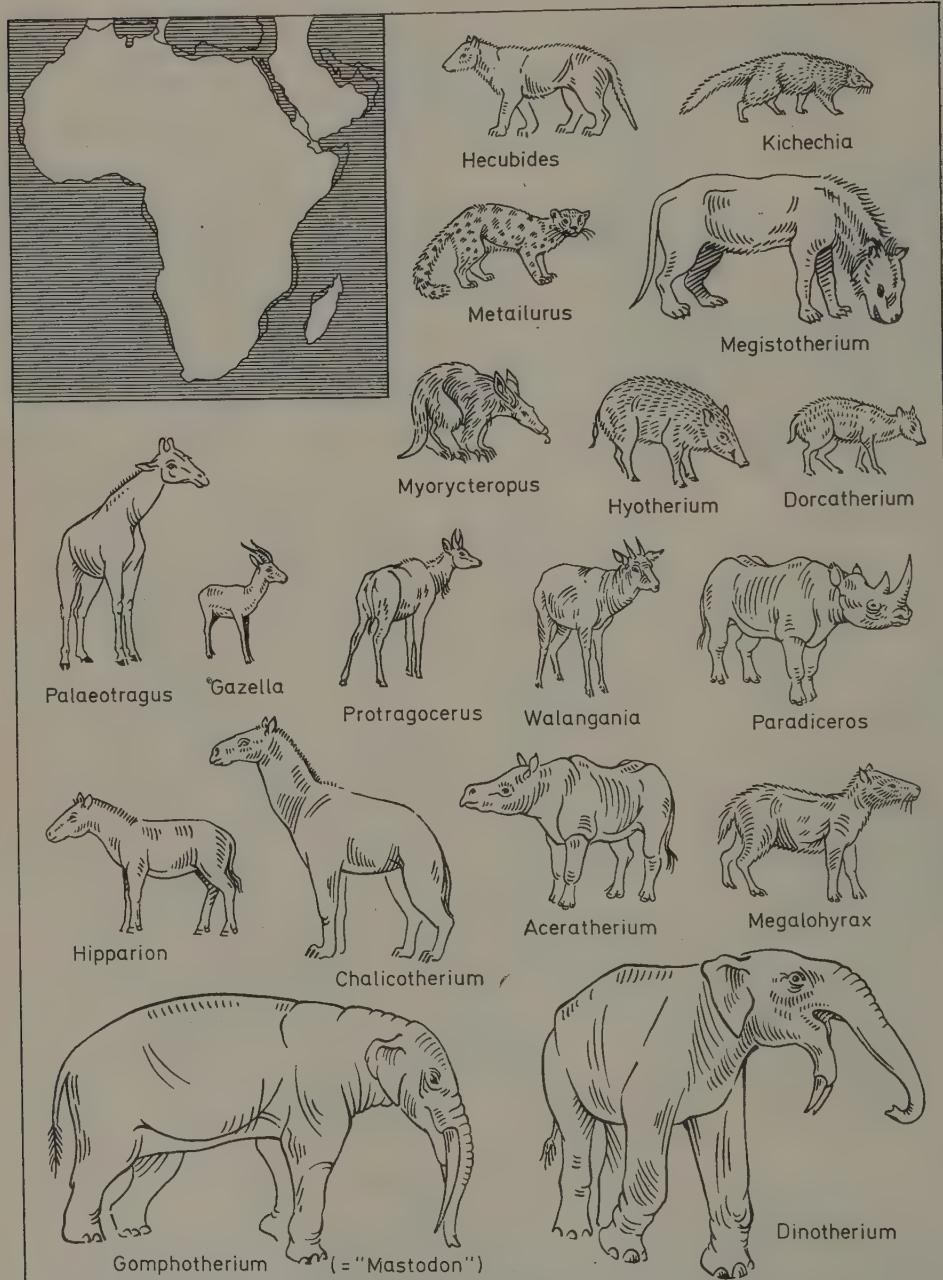


Abb. 56. Paläogeographie und Säugetiere im Jung-Tertiär von Afrika II. Rüsseltiere (*Gomphotherium*, *Dinothereum*), Schliefer (*Megalohyrax*) und Tubulidentaten (*Myorycteropus*) als Paläoendemiten. Unpaarhufer (*Aceratherium*, *Paradiceros*, *Chalicotherium*, *Hipparion*), Schweine (*Hyotherium*), Zwerghirsche (*Dorcatherium*), Hornträger (*Walangania*, *Protragocerus*, *Gazella*) und Raubtiere (*Hecubides*, *Kichechia*, *Metailurus*) als miozäne Einwanderer. Beachte Fehlen von Hirschen und Tapiren.

(„Helvet“). Im Miozän treten zwar eine ganze Reihe von Säugetierfamilien neu auf, doch ist damit keineswegs — entsprechend der Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung im Alttertiär — deren Allochthonie erwiesen (Abb. 55 und 56).

Von den Insektenfressern sind nun erstmalig Borstenigel (Tenrecidae), Goldmulle (Chrysochloridae), „echte“ Igel (Erinaceidae) und Spitzmäuse (Soricidae) nachgewiesen. Für die Tenreciden und Chrysochloriden kann die autochthone Natur trotz der fehlenden alttertiären Fossilfunde als sicher gelten. Sie dokumentieren nicht nur die sehr lange zurückliegende Trennung der beiden Familien, sondern auch deren bereits erfolgte Aufspaltung. Mit *Protenrec*, *Erythrozootes* und *Geogale* aus dem Miozän Ostafrikas sind die bisher ältesten Tenreciden bekannt. Sie sprechen für den afrikanischen Ursprung der madagassischen Tenreciden, auch wenn die miozänen Formen nicht ihre direkten Vorläufer sind. Der Nachweis der gegenwärtig nur auf Madagaskar heimischen Gattung *Geogale* im Miozän Ostafrikas ist mit der Frage der Radiation der madagassisichen Borstenigel bzw. des Zeitpunktes der „Einwanderung“ auf Madagaskar verknüpft. Mit *Protenrec* und *Erythrozootes* sind Angehörige jener Gruppe bekannt, aus denen sich die rezenten Potamogalinen entwickelt haben. Die Stammformen der madagassisichen Tenreciden dürften jedoch, nach der heutigen Formenfülle zu schließen, bereits zur älteren Tertiärzeit nach Madagaskar gelangt sein. *Prochrysochloris miocaenicus* aus Ostafrika als derzeit ältester Angehöriger der Goldmulle läßt den bereits im Miozän erreichten hohen Anpassungsgrad dieser subterraren Wühler erkennen und bestätigt damit indirekt auch das hohe geologische Alter dieser Insektenfresser.

Die Igel (Erinaceidae) sind nicht nur durch Angehörige der echten oder Stacheligel (Erinaceinae: *Amphechinus*, *Protechinus*, *Gymnurechinus*), sondern auch der heute auf Südostasien beschränkten Haar- oder Rattenigel (Echinosoricinae: *Galerix*) nachgewiesen. Das Vorkommen von Rattenigeln ist tiergeographisch interessant und bestätigt die einstigen faunistischen Beziehungen zur orientalischen Region. Es sind wohl Einwanderer, doch ist der Zeitpunkt der Immigration derzeit noch nicht genau anzugeben. Spitzmäuse (Soricidae) sind zwar bisher nur spärlich aus dem afrikanischen Miozän dokumentiert (*Sorex*, *Crocidura*, *Myosorex*), doch ist eine bereits im Alttertiär erfolgte Einwanderung nicht auszuschließen.

Die bis in jüngste Zeit als aberrante Schliefer angesehenen miozänen Myohyraciden (Myohyracidae: *Myohyrax*, *Protypotheroides*) sind nach PATTERSON Angehörige der Rüsselspringer (Macroscelidea). Es sind hochspezialisierte Formen, die im Gebiß durch die Molarisierung und die Hypodontie von Backenzähnen eine Parallele zu Huftieren bilden. Mit *Rhynchocyon clarki* sind auch die Macroscelididae aus dem Miozän belegt. Sie bestätigen die Autochthonie dieser Säugetiergruppe.

Unter den Primaten sind auch Halbaffen (Galagidae mit *Progalago*, *Mioeuoticus* und *Komba*) bekannt. Sie dokumentieren die bereits im Miozän erfolgte Trennung von Galagos und Loris. Sie sind im Gebiß deutlicher evoluiert als die eozänen Lemuriformes, aber primitiver als die rezenten Lorisooidea. *Propotto* aus dem Miozän Ostafrikas ist kein Halbaffe, sondern nach WALKER ein Angehöriger der Flughunde.

Bei den Catarrhinen setzt sich die im Oligozän angebahnte Entwicklung fort. Hundsaffen (Cercopithecoidea) sind zwar spärlich, aber nunmehr mit Sicherheit durch *Prohylobates* und *Victoriapithecus* (= „*Mesopithecus*“) belegt. Mit „*Mabokopithecus*“ dürfte nach SIMONS ein Angehöriger der Oreopitheciden nachgewiesen sein. Die Reste der Cercopitheciden lassen vermuten, daß ihre Radiation im Gegensatz zu jener der Hominoidea erst später, nämlich im jüngsten Miozän und Pliozän, erfolgte. Mit *Parapapio* tritt im Pliozän die Ausgangsform der Papionini — mit Ausnahme der *Theropithecus* (*Simopithecus*)-Linie — auf. Letztere war damals bereits durch *Simopithecus* vertreten. Echte Paviane (*Papio baringensis*) sind aus dem jüngsten Tertiär

bekannt geworden. Unter den Hominoidea sind die Hylobatiden (einschließlich „Pliopithecidæ“) mit *Dendropithecus* und die Pongiden mit *Proconsul* (= *Dryopithecus*) als deutlich getrennte Linien dokumentiert. Bemerkenswert ist, daß *Dendropithecus* und *Proconsul* die für die rezenten Gibbon und Menschenaffen so kennzeichnende Armverlängerung fehlt oder nur schwach angedeutet ist. Es waren weder Hangler (Brachiatoren) noch Knöchelgänger. Innerhalb der Gattung *Proconsul* lassen sich größere und kleinere Arten unterscheiden, ähnlich den heutigen afrikanischen Pongiden. Mit dem Nachweis von *Dendropithecus* bzw. seinen oligozänen Stammformen ist der afrikanische Ursprung der gegenwärtig rein orientalischen Hylobatiden belegt. Aus dem mittleren Miozän von Rusinga sind jüngst auch Kieferreste von Pongiden bekannt geworden, die Anklänge an den Orang aufweisen sollen. Aus dem jüngsten Miozän Ostafrikas (Fort Ternan, Kenya) hat LEAKEY Kiefer- und Zahnreste als *Kenyapithecus wickeri* beschrieben, die SIMONS wegen der kleinen Eckzähne und der angeblich abweichenden Zahnbogenform auf *Ramapithecus*, einen hominiden Primaten aus Südasien, bezieht. Dadurch — selbst unter Berücksichtigung gewisser Unterschiede — und durch die Pongiden, die mit *Dryopithecus* (*Sivapithecus*) in ähnlichen Formen aus dem südasiatischen Miozän bekannt sind, ergeben sich auch hier enge faunistische Beziehungen zur orientalischen Region.

Die Nager (Rodentia) sind im Miozän Afrikas wesentlich formenreicher nachgewiesen als im Alttertiär. Die Phiomorphen waren über ganz Afrika verbreitet (*Diamantomys*, *Pomonomys*, *Phiomoides*, *Paraphiomys*, *Phthinilla*) und haben nach LAVOCAT und WOOD auch subterrane lebende Formen (*Pseudospalax* und *Bathyergoides*) hervorgebracht. Neu erscheinen im älteren Miozän die Hörnchen (Sciuridae), Kammfinger (Ctenodactylidae), Schläfer (Gliridae), Springhasen (Pedetidae), Wühler (Cricetidae bzw. Cricetodontidae) und Sandgräber (Bathyergidae), zu denen im jüngsten Miozän noch die Mausartigen (Muridae) kommen.

Für die Bathyergiden und die Pedetiden ist die Autochthonie wahrscheinlich. Mit *Megapedetes* (Ost- und Nordafrika) und *Parapedetes* (Südwestafrika) sind typische Pedetiden nachgewiesen. *Parapedetes* ist höher spezialisiert, *Megapedetes* hingegen verhält sich deutlich ursprünglicher als *Pedetes capensis*, zeigt jedoch die für Springhasen typische Beinverlängerung. Pedetiden sind bisher nur mit *Megapedetes* im Jung-Miozän der Ägäis und Anatoliens außerhalb des afrikanischen Kontinentes nachgewiesen.

Für die Anomaluriden und Ctenodactyliden ist die Herkunft noch nicht geklärt. Anomaluriden hat LAVOCAT aus dem ostafrikanischen Miozän beschrieben. Es sind Angehörige der Anomalurinae (*Paranomalurus*) und der Zenkerellinae (*Zenkerella*). Sie dokumentieren die bereits vollzogene Trennung beider Gruppen. Das Fehlen verwandter Formen außerhalb Afrikas spricht für ein autochthones Vorkommen. Demgegenüber scheinen die Ctenodactyliden, die mit *Africanomys*, *Sayimys*, *Metasyimys* und *Testouromys* erstmals in Afrika nachgewiesen sind, paläarktischer Herkunft zu sein. Unter den ursprünglich als Tataromyiden klassifizierten Formen, wie sie in verwandten Gattungen (*Tataromys*, *Karakoromys*) aus dem Oligozän Zentralasiens und neuerdings auch aus dem Miozän von Anatolien bekannt geworden sind, dürften die Vorfahren der rezenten Kammfinger zu suchen sein. Für die übrigen Nagetiere ist der allochthone Charakter sicher. Die Sciuriden sind durch Borstenhörnchen (*Atlantoxerus* = „*Getuloxerus*“) und durch *Vulcanisciurus* nachgewiesen. Bemerkenswert ist das Vorkommen echter Schläfer (Gliridae: Glirinae mit *Dryomys*) im nordafrikanischen Miozän, sind doch die Gliriden gegenwärtig — mit Ausnahme von *Eliomys* in Nordafrika — nur mit den rein afrikanischen Pinselschwanzbilchen (Graphiurinae) auf diesem Kontinent heimisch. Auch für die Hamsterartigen (Cricetidae) werden nahe faunistische Beziehungen zu westeuropäischen Formen (Spanien)

angenommen, war doch damals vorübergehend das westliche Mittelmeer durch die Gibraltar „brücke“ vom Atlantik abgeschlossen und als eine Art Binnenmeer ausgebildet. *Cricetodon* und *Myocricetodon* aus dem Miozän Nordafrikas sind zweifellos Einwanderer aus Europa bzw. Abkömmlinge von solchen. Nach LAVOCAT lassen sich die rezenten Dendromurinen von Formen aus der Verwandtschaft von *Myocricetodon* ableiten. Nach JAEGER bilden die Myocricetodontinen die Stammgruppe der Rennmäuse (Gerbillinae), wodurch deren afrikanischer Ursprung belegt erscheint. Mit den Afrocriketodontinen (*Afrocrietodon*, *Protarsomys*, *Notocricetodon*) ist eine Gruppe ericetodontider Cricetiden aus dem Miozän Ostafrikas bekannt, die nicht nur als Ausgangsgruppe der Nesomyinen Madagaskars, sondern vermutlich auch der Lophiomysinae, Cricetomyinae, Mystromyinae und Otomyinae in Betracht kommen. Aus dem jüngsten Miozän sind auch Stachelschweine (Hystricidae: „*Hystrix*“) bekannt, und in jüngster Zeit gelang auch der Nachweis von Muriden (*Progonomys*) für das nordafrikanische Jung-Miozän (Vallesiense). Für beide Familien wird die orientalische Region wegen der Verbreitung der rezenten Arten als eigentliches Entstehungsgebiet angenommen, ohne daß dies ganz gesichert ist.

Raubtiere sind aus dem afrikanischen Jungtertiär eher spärlich dokumentiert. Es sind Angehörige der Schleichkatzen (Viverridae: *Kichechia*), Hyänen (Hyaenidae mit *Percrocuta* im Miozän und *Hyena* im Pliozän), Katzen (Felidae: *Metailurus* im Miozän), Marder (Mustelidae: *Lutra*, *Enhydriodon*), Amphicyoniden (*Afrocyon* und *Hecubides* im Miozän), Bären (Ursidae: Agriotheriinae mit *Agriotherium africanum* im jüngsten Pliozän) und Katzenbären (Ailuridae). Tiergeographisch ist das Vorkommen von Ursiden und Ailuriden sowie das Fehlen von Hundeartigen (Canidae) besonders bemerkenswert. Das Vorkommen hochspezialisierter Hyänen (*Percrocuta*) im ostafrikanischen Miozän zeigt auch hier die nahen faunistischen Beziehungen zur Paläarktis. Neben diesen „echten“ Raubtieren waren auch noch Angehörige der Hyaenodonta im Miozän Afrikas heimisch. Mit *Hyenaelurus* (= *Hyena* sp. bei FOURTAT), *Anasinopa* und der Riesenform *Megistotherium* sind Vertreter der Hyaenodontiden aus Nordafrika (Ägypten, Libyen) bekannt geworden.

Die Lagomorphen sind nicht durch Hasen (Leporidae), sondern durch Pfeifhasen (Ochotonidae: *Austrolagomys*, *Kenyalagomys*) vertreten, was in Anbetracht ihrer gegenwärtigen (holarktischen) Verbreitung überraschend ist. Die Ochotoniden sind zweifellos paläarktischen Ursprungs.

Die Paarhufer sind wesentlich formenreicher als im Alttertiär nachgewiesen. Neben Anthracotherien, die durch Nachkommen oligozäner Genera, wie *Masritherium*, *Hyo-boops* und *Merycopotamus* vertreten sind, treten nunmehr auch Schweine (Suidae), Zwerghirsche (Tragulidae), Giraffenartige (Giraffidae und Palaeomerycidae), Hornträger (Bovidae) und sogar Nabelschweine (Tayassuidae) auf. Sichere Reste von Flußpferden (Hippopotamidae) sind bisher erst aus dem älteren Pliozän (Mursi-Formation des Omo-Beckens in Abessinien) bekannt geworden (*Hippopotamus protamphibius*). Da die geologisch ältesten Hippopotamiden aus dem jüngsten Miozän des europäischen Mittelmeerraumes nachgewiesen wurden, kann die Entstehung der Flußpferde in Afrika durch Fossilfunde nicht bestätigt werden, zumal angeblich miozäne Übergangsformen sich nicht als Hippopotamiden erwiesen haben. Die Suiden sind durch primitive Formen (*Palaeochoerus*) und solche aus der Verwandtschaft der Flußschweine (? *Potamochoerus*), durch *Diamantohyus* sowie durch die Listriodontinen (*Bunolistriodon*, *Listriodon*) nachgewiesen, die möglicherweise in Afrika autochthon sind. Auch hier bestätigen sich die nahen faunistischen Beziehungen zur Paläarktis. Das Vorkommen der asiatischen Gattung *Sivachoerus* aus dem Pliozän Nordafrikas (Libyen, Ägypten) hat sich allerdings nicht bestätigt, da es sich nach COOKE & EWER um eine eigene, im Pleistozän Afrikas verbreitete Gattung handelt,

die LEAKY als *Nyanzachoerus* beschrieben hat. Von den im Quartär Afrikas häufigen Warzenschweinen (Phacochoerinae) liegen bisher nur jungpliozäne Reste (z. B. „*Pronotochoerus*“) vor. Außer den echten Schweinen sind kürzlich auch Nabelschweine mit *Pecarichoerus africanus* aus dem Jung-Pliozän Südafrikas nachgewiesen worden. Diese afrikanische Art steht der südasiatischen Form *P. orientalis* nahe und bestätigt die nahen faunistischen Beziehungen zur orientalischen Region.

Enge faunistische Beziehungen zu Eurasien zeigen auch die Traguliden, die durch *Dorcatherium* vertreten sind. Diese in Eurasien verbreitete Gattung kann als Stammform von *Hyemoschus aquaticus* angesehen werden. Giraffen sind erst in den letzten Jahren auch aus dem Miozän Ostafrikas bekannt geworden, nachdem bereits seit längerer Zeit mit den Palaeomeryciden Formen aus der Verwandtschaft der „Giraffoidea“ (*Kenyameryx*, *Palaeomeryx*, *Canthumeryx*, *Climacoceras*) nachgewiesen worden waren. Die Giraffiden selbst sind durch Kurzhalsgiraffen (Palaeotraginae: *Palaeotragus* und *Samotherium*, ? *Zarafa*) vertreten. Sie zählen zu den geologisch ältesten Giraffen. Wie diese und andere altmiozäne Reste (*Prolibytherium*) annehmen lassen, dürften die Giraffen als autochthone Gruppe anzusehen sein, die sich erst im Jungtertiär über weite Teile Eurasiens ausgebreitet hatte. Die systematische Stellung von *Prolibytherium* wird diskutiert. Meist wird sie als Angehörige der Sivatheriinen angesehen, was aus morphologischen und zeitlichen Gründen fraglich erscheint. Die Palaeotraginen sind im Gegensatz zum rezenten Okapi Savannenbewohner gewesen. Reste von hirschartigen Paarhufern (Cervidae) fehlen bisher im Jungtertiär der äthiopischen Region, da die Palaeomeryciden als Angehörige der Giraffoidea zu klassifizieren sind und die Pliocervinen mit *Pliocervus* nur aus dem jüngsten Miozän Nordafrikas nachgewiesen werden konnten. Echte Hirsche (Cervinae) erscheinen erst im Jung-Pleistozän in Nordafrika.

Die Kenntnis der miozänen Boviden ist leider auch gegenwärtig noch sehr lückenhaft, wenn auch in den letzten Jahren die Kenntnis bedeutend erweitert werden konnte. Es sind einerseits Formen aus der Verwandtschaft der Boselaphinae (*Prottragocerus*) bzw. primitive Boviden (*Walangania* = ? *Eotragus*), anderseits primitive Caprinen (*Oioceros*, *Pachytragus*), die gleichaltrigen paläarktischen Gattungen entsprechen bzw. ihnen nahestehen. Sie erschweren damit die Beurteilung der eigentlichen Entstehungsgebiete. Außerdem ist auch *Gazella* nachgewiesen, die nach GENTRY wahrscheinlich ein primitiver Angehöriger der *G. capricornis*-Gruppe ist. Erst im jüngsten Pliozän erscheinen weitere Antilopen und Gazellen.

Mit *Myorycteropus africanus* (Orycterocephidae) aus dem Alt-Miozän Ostafrikas sind erstmalig die Tubulidentaten sicher in Afrika nachgewiesen. Diese Art zeigt nicht nur die für die rezenten Erdferkel typische Zahnstruktur, sondern übertrifft diese im Anpassungsgrad der Gliedmaßen. Beides deutet auf eine bereits sehr früh erfolgte Entstehung aus Urhüttieren. Der autochthone Charakter ist anzunehmen, zumal sich *Tubulodon* aus dem Alt-Eozän Nordamerikas als Angehöriger der Palaeodonten erwiesen hat. Neuerdings konnte mit *Leptorycteropus* eine primitive Erdferkelgattung aus dem Pliozän Ostafrikas nachgewiesen werden. *Orycteropus* selbst ist erstmalig im Jungmiozän dokumentiert (*O. mauritanicus* aus Algerien).

Die Unpaarhufer (Perissodactyla) sind durch Nashörner (Rhinocerotidae), Chalicotherien (Chalicotheriidae) und ab dem jüngsten Miozän auch durch Pferde (Equidae) vertreten. Tapire (Tapiridae) konnten bisher aus dem afrikanischen Jungtertiär nicht nachgewiesen werden. Sie scheinen Afrika nie erreicht zu haben. Die Equiden erscheinen mit *Hipparrison* erstmalig im jüngsten Miozän (Vallesium). Ursprünglich nur aus Nordafrika (Algerien) bekannt, gelang erst in jüngster Zeit mit *Hipparrison turkanense* auch der Nachweis südlich der Sahara aus Kenya (Baringo-Becken) durch HOOIJER & MAGLIO. Die Fundschichten aus dem Baringo-Becken entsprechen

mit etwa 7 Millionen Jahren dem Pont. Pliozäne Hipparionen sind aus Äthiopien bekannt geworden\*. Die Rhinocerotiden sind im Miozän mit Angehörigen verschiedener Stämme heimisch gewesen (*Aceratherium* [= „*Turkanatherium*“], *Brachypotherium*, *Dicerorhinus*, *Paradiceros* und *Diceros*). *Paradiceros mukirii* aus dem jüngeren Miozän von Fort Ternan (Kenya) ist als ältester Angehöriger der Dicerini anzusehen. Diese Art unterscheidet sich von den jüngstmiozänen *Diceros*-Arten (*D. douariensis*, *D. pachygnathus*) vor allem durch die schlankeren Extremitäten, die sie als typische Laufform auszeichnen. Der *Brachypotherium*-Stamm, der mit der Art *B. snowi* erstmalig aus dem Alt-Miozän belegt ist, war mit *B. lewisi* noch im jüngeren Pliozän Ost- und Südafrikas heimisch. Mit *Ceratotherium praecox* erscheint im Pliozän Ostafrikas nicht nur der älteste Vertreter dieser Gattung, sondern auch der Vorläufer von *C. simum*.

Von den ausgestorbenen Chalicotherien ist im Miozän nur der Stamm der Chalicotheriinae (*Chalicotherium*) nachgewiesen. Die Schizotheriinae (*Ancylotherium* [*Metaschizotherium*]) sind erst aus dem Alt-Pliozän bekannt.

Unter den Proboscidiern sind die Dinothereien (Dinothereiidae) mit (*Pro-*)*Dinotherium* und die Mastodonten (Gomphotheriidae) mit *Gomphotherium* (= „*Mastodon*“ = „*Trilophodon*“), *Platybelodon* und *Stegotetrabelodon* im Miozän nachgewiesen. Mit *Primelephas* erscheinen im jüngsten Miozän erstmalig auch die Elefanten (Elephantidae), die sich von *Stegotetrabelodon* ableiten lassen. Damit ist nach MAGLIO der afrikanische Ursprung der Elefanten gesichert, nachdem lange Zeit die südasiatische Herkunft bzw. auch ein getrennter Ursprung für die afrikanische (*Loxodonta*) und die asiatische Linie (*Elephas*) angenommen worden war. Mit *Dinotherium*, *Gomphotherium* und *Platybelodon* sind die engen faunistischen Beziehungen zu Eurasien im Miozän aufgezeigt. Wie in Eurasien lassen sich bunodonten und zygodonten Gomphotherien (*Zygolophodon* [= „*Turcicus*“] *turicensis*) unterscheiden. Es sind Nachkommen der alttertiären Palaeomastodonten (*Palaeomastodon*, *Phiomia*). Kennzeichnend für die Gomphotherien und auch für die aus ihnen hervorgegangenen geologisch ältesten Elephantiden ist der Besitz von Ober- und Unterkieferstoßzähnen sowie niedrigkroniger Backenzähne. Erst bei den plioleistozänen Elefanten kommt es zur Hochkronigkeit der Molaren. Neben primitiven Elefanten (*Primelephas*, *Mammuthus*) waren im Pliozän auch die Stegodonten mit *Stegodon* vertreten.

Die miozänen Schliefer (Hyracoidea) belegen mit spezialisierten Angehörigen der Geniohyiden (*Bunohyrax*, *Megalohyrax*) und mit Procaviiden (*Prohyrax*, *Meroehyrax*) die weitere endemische Entwicklung dieser Säugetiere, die erst im jüngsten Miozän nach Eurasien gelangten. Wiederum sind klein- bis großwüchsige Arten vertreten. Bei *Megalohyrax* aus dem Miozän ist der mesaxone Bau der Gliedmaßen ausgeprägt und bei einer morphologischen Tridactylie die funktionelle Monodactylie erreicht. Sie waren als richtige Laufformen zweifellos Bewohner der offenen Landschaft, was übrigens auch für die Vorläufer der rezenten Klippschliefer anzunehmen ist.

Robbenreste sind bisher nur aus dem jüngsten Pliozän Südafrikas bekannt geworden. Mit *Prionodelphis capensis* von Langenbaanweg ist ein Angehöriger der Monachinen nachgewiesen, der *Prionodelphis rovereti* aus dem Pliozän Argentiniens nächstverwandt ist.

Das Fehlen von Tapiren, Hirschen, Caniden und Hasen (Leporidae) in den jungtertiären Faunen der äthiopischen Region dürfte kaum auf Fundlücken beruhen, ist jedoch für die bisher gleichfalls nicht nachgewiesenen Schuppentiere (Manidae) anzunehmen.

### 2.2.3.4. Pleistozäne Faunen Afrikas

Pleistozäne Säugetierfaunen sind erst in jüngster Zeit von zahlreichen Fundstellen Ostafrikas (Tansania, Kenya, Abessinien) beschrieben worden. Besonders im Bereich des Turkana-Sees (= Rudolfsee) (Omo-Becken) mit der Mursi-, Usno- und Shungura-Formation im Norden, das östliche mit der Koobi Fora- und Ileret-Fauna und das südwestliche Rudolfseebecken mit den Lokalitäten Lothagam Hill, Kanapoi und Ekora sowie das Baringo-Becken mit der Ngorora-, Kaperyon- und Chemeron-Formation im Süden, sind in den letzten Jahren reiche plio-pleistozäne Faunen entdeckt worden. Diese und die bereits seit längerer Zeit bekannten Faunen aus Nord-Marokko, Algerien, Tunesien) und Südafrika (Transvaal, Kapgebiet) geben einen guten Einblick in die Zusammensetzung und die Veränderungen innerhalb der eiszeitlichen Säugetierfaunen Afrikas. Sie stehen in Zusammenhang mit den Klimaschwankungen, die zu einem mehrfachen Wechsel von Pluvial- und Interpluvialzeiten und damit zu bedeutenden Vegetationsverschiebungen führten. Pluvialzeiten führten jeweils zur Ausdehnung der Urwaldareale und Bergwälder sowie Seen und zur Isolierung der Savannen- und Grassteppenbereiche, Interpluvialzeiten zur Vergrößerung der Savannengebiete und zur Trennung einheitlicher Urwaldgebiete. Über die Gleichsetzung der Pluvial- oder Regenzeiten mit den pleistozänen Warmzeiten der nördlichen Hemisphäre wird diskutiert. Ausgedehntere Vereisungen sind vor allem in den ostafrikanischen Hochgebirgen festzustellen (z. B. Moränen im Ruwenzori-Massiv). Noch im Postglazial kam es zu bedeutenden klimatischen Veränderungen, die zu einem Schrumpfen zahlreicher jungeiszeitlicher Seen (z.B. Tschadsee, Seen im ostafrikanischen Grabengebiet) und letztlich zur Austrocknung der Sahara führten, die noch im Jung-Pleistozän bzw. frühen Holozän („Sahara-Neolithikum“) Lebensraum zahlreicher Savannenformen war.

Die pleistozänen Säugetierfaunen Afrikas sind einerseits durch eine Reihe von Superstiten aus dem Tertiär (z. B. Dinothereien, Gomphotherien, Chalicotherien, Hippionen, Sivatherien und Säbelzahnkatzen), andererseits durch das erstmalige Auftreten von Wildhunden, Großkatzen, echten Hasen, Warzenschweinen, Kamelen, Wildrindern und Einhufern gekennzeichnet (Abb. 57). Erstmals sind nun auch Wurzel-Rhizomyidae und Felsenratten (Petromuridae) und Meerkatzen nachgewiesen, ohne daß damit für alle genannten Elemente die erst damals erfolgte phyletische Entstehung bewiesen ist. Anthracotherien, Phiomiden, Amphicyoniden Nabelschweine und Palaeomeryciden sind wieder verschwunden. Der Faunencharakter ist nunmehr ausgesprochen äthiopisch, so daß die altersmäßige Parallelisierung der Faunen mit paläarktischen kaum möglich ist. Neuerdings bilden radiometrische Daten die beste Grundlage für die zeitliche Einstufung zahlreicher Faunen des ostafrikanischen Raumes.

Großformen, wie sie das pleistozäne Faunenbild anderer Kontinente (z. B. Südamerika, Australien) prägen, treten in Afrika weniger in Erscheinung. Sie sind vor allem innerhalb der Büffel (*Homoioceras*), Giraffen (*Sivatherium*), Warzenschweine (*Notochoerus*) und Paviane (*Dinopithecus*) bekannt geworden.

Als Superstiten sind die in der Paläarktis bereits im Pliozän ausgestorbenen Dinothereien mit *Dinotherium bozasi* und die Chalicotherien mit *Ancylotherium (Metachizotherium) hennigi* (= „transvaalensis“) im Ältestpleistozän ebenso zu erwähnen, wie die Mastodonten mit *Gomphotherium (Anancus) arvernensis* und die dreizehigen Hippionen mit *Stylohipparion* (= *Hypsophipparion* = *Eurygnathohippus*). Mastodonten und Hippionen waren — wie in Europa — Zeitgenossen von Elefanten und richtigen Einhufern (*Equus*), von denen Wildesel erst im Jung-Pleistozän auftreten.

Die sonstige Zusammensetzung der Faunen entspricht auf dem Gattungsniveau zwar grundsätzlich bereits jener der Gegenwart, doch waren verschiedene ausge-

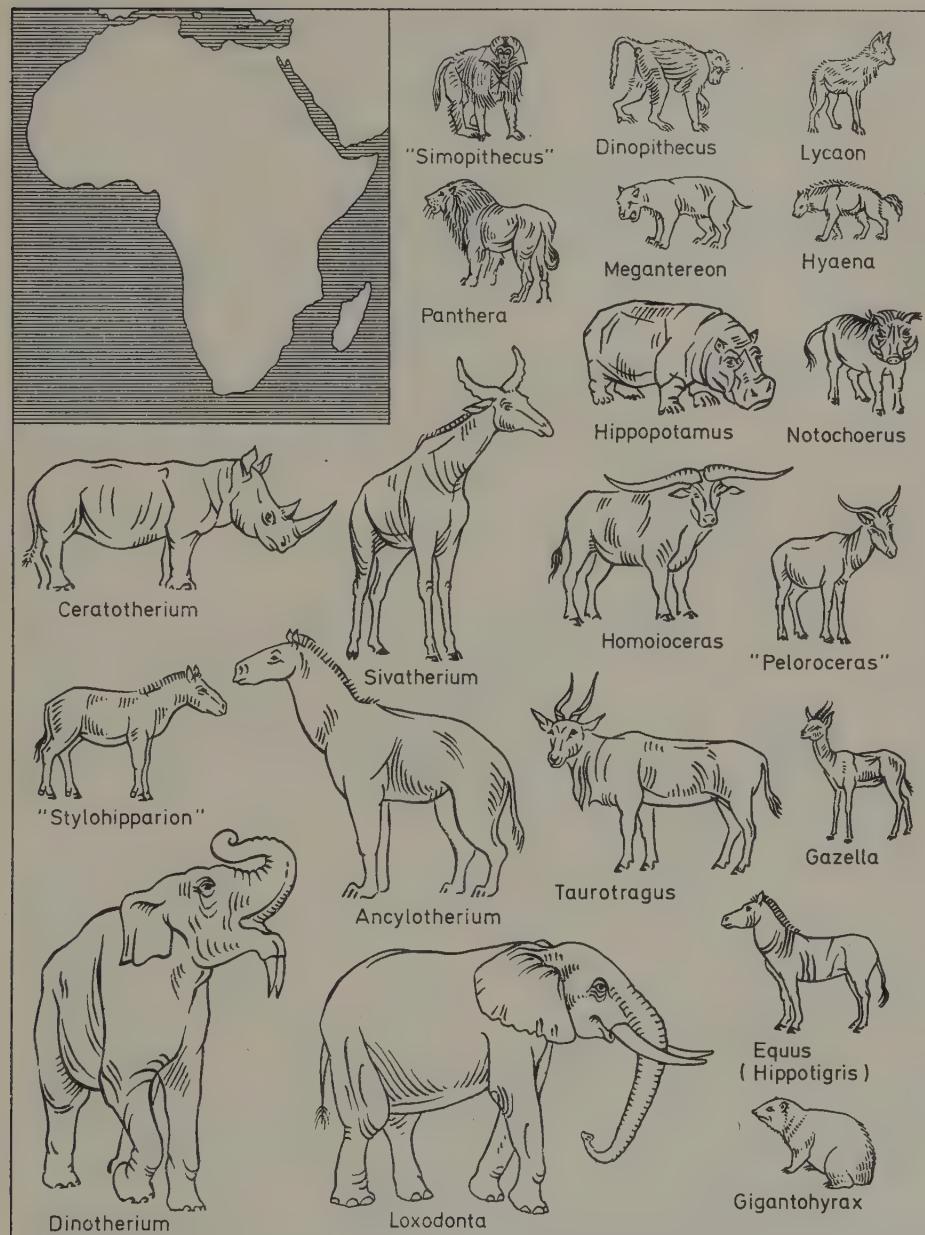


Abb. 57. Paläogeographie und Säugetiere im Pleistozän Afrikas. Superstiten aus dem Tertiär mit Dinothereien (*Dinotherium*), Ancylopoden (*Ancylotherium*), Sivatherien (*Sivatherium*), Hipparien („*Stylohipparion*“) und Säbelzahnkatzen (*Megantereon*) neben Einhufern (*Equus*), Büffeln (*Homoioceras*), Großkatzen (*Panthera*), Hyänenhunden (*Lycaon*) und (?) Hyänen (*Hyaena*) als Einwanderer und „Pavianen“ (*Dinopithecus*, „*Simopithecus*“), Flusspferden (*Hippopotamus*), Warzenschweinen (*Notochoerus*), Nashörnern (*Ceratotherium*), Hornträgern (*Taurotragus*, „*Peloroceras*“), Gazellen (*Gazella*), Schliefern (*Gigantohyrax*) und Elefanten (*Loxodonta*) als Nachkommen autochthoner Gruppen. Figuren im annähernd gleichen Größenverhältnis dargestellt.

storbene Säugergruppen verbreitet. Zu diesen zählen die hochspezialisierten Mylomygalinae mit *Mylomygale* im älteren Pleistozän unter den Rüsselspringern, Säbelzahnkatzen (Machairodontinae) mit *Megantereon* und *Homotherium*, ferner Wildkamele mit *Camelus*, die im Pleistozän bis nach Ostafrika verbreitet waren, und Rindergraffen (Sivatheriinae) mit *Sivatherium* („*Libytherium*“, „*Orangiatherium*“ und „*Griquatherium*“). Dazu kommt eine Reihe ausgestorbener (Unter-)Gattungen, die von Insektenfressern (Chrysocloridae: *Proamblysomus*) über Nagetiere (Muridae: *Palaeotomys*, *Protomys*), Primaten (*Paracolobus* als Schlankaffe, *Simopithecus* als Dschelada und *Dinopithecus* als Riesenpavian), Raubtiere (Viverridae: *Pseudocivetta*; Hyaenidae: *Lycyaena*, *Leecyaena*; Felidae: *Dinofelis*), Paarhufer (Suidae: *Mesochoerus* [= „*Omochoerus*“], *Metridiochoerus* [= *Kolpochoerus*], *Notochoerus* und *Nyanzachoerus*; Bovidae: *Makapania*, *Parmularius*, *Pultiphagonides*, *Xenocephalus*, *Homoiceras*, *Simatherium* und *Pelorovis*), Hasenartige (*Serengetilagus*) und Rüsseltiere (Stegodontidae mit *Stegodon*) zu den Schliefern (*Gigantohyrax* als pleistozäne Großform) reicht.

In Nordafrika treten im Jung-Pleistozän bzw. z. T. auch im Holozän überdies auch „echte“ Wildrinder mit dem Ur (*Bos primigenius*), echte Hirsche (Cervinae mit *Cervus*, *Dama* und *Megaloceros*), Wildesel (*Asinus tabeti*), Fellnashörner (*Coelodonta* aus Algerien) und Bären (Ursinae mit Braunbärengruppe [*Ursus*]) auf. Sie haben die eigentliche äthiopische Region ebensowenig erreicht wie die Steinböcke (*Capra*) und Mähnen springer (*Ammotragus*).

So gesehen, sind die pleistozänen Faunen der äthiopischen Region zwar durch verschiedene, seither verschwundene Elemente gekennzeichnet, doch sind durch das Auftreten von Wildhunden, Zebras und Büffeln neben Flußpferden, Fluß-, Wald- und Warzenschweinen, Giraffen (*Okapia* und *Giraffa*), Antilopen und Gazellen, Springhasen (*Pedetes*), Hasen (*Lepus*), Stachelschweinen (*Hystrix*), Meerkatzen, Pavianen und Menschenaffen, Pantherkatzen, Hyänen, Nashörnern (*Diceros* und *Ceratotherium* [= „*Serengeticeras*“]), Erdferkeln (*Orycteropus*), „modernen“ Elefanten (*Loxodonta*) und Klippschliefern (*Procavia* und *Heterohyrax*) die auch gegenwärtig dominierenden Säugetiergruppen vertreten.

Von den Goldmullen (Chrysocloridae) sind außerdem *Chlorotalpa* und *Chrysotricha*, von den Igeln (Erinaceidae) die „Gattungen“ *Erinaceus*, *Atelerix* und *Aethochinus*, von Spitzmäusen (Soricidae) *Crocidura*, *Suncus*, *Myosorex* und *Diplomesodon*, von Rüsselspringern (Macroscelididae) *Elephantulus* und *Rhynchocyon*, von den Primaten Halbaffen mit *Galago*, Cercopitheciden mit Schlankaffen (*Colobus* und *Cercopithecoides*), Meerkatzen, Mangaben, Makaken und Pavianen (*Cercopithecus*, *Cercocebus*, *Macaca* und *Papio*), Menschenaffen mit *Pan*, Nagetiere mit Hörnchenartigen (Sciuridae: *Xerus*), Sandgräbern (Bathyergidae: *Gypsomys* und *Heterocephalus*), Wühlern (Cricetidae: *Mystromys*, *Gerbillus*, *Dendromus*, *Tatera* usw.) und Mäusen (Muridae mit *Mastomys*, *Paraethomys*, *Aethomys*, *Thamnomys* [*Grammomys*], *Praomys*, *Mus*, *Leggada*, *Saccostomus*, *Arvicanthis* usw.) nachgewiesen. Die pleistozänen Formen sind vielfach artlich von den rezenten Spezies verschieden.

Die Wildhunde (Canidae) sind sowohl mit primitiven Löffelhunden (*Otocyon* [= „*Prototocyon*“] *recki*) und Schakalen (*Canis*) als auch — im Jungpleistozän — mit Hyänenhunden (*Lycaon*) vertreten. Die Kenntnis der Marderartigen (Mustelidae) lässt noch sehr zu wünschen übrig (*Lutra*, *Aonyx*, *Mellivora*). Schleichkatzen (Viverridae) sind mit *Suricata*, *Herpestes*, *Mungos*, *Cynictis*, *Pseudocivetta* und *Ichneumia*, Hyänen (Hyaenidae) mit *Proteles*, *Hyaena* und *Crocuta*, Feliden mit Pantherkatzen (*Panthera leo*, *P. pardus*) heimisch. Der Tiger (*Panthera tigris*) hat Afrika nie erreicht, er ist über das westliche Asien nicht hinausgekommen (*Panthera cf. tigris* aus dem Pleistozän der Olduvai-Schlucht = *P. leo*).

Unter den artenreich vertretenen Schweinen (Suidae) sind Formen aus der Verwandtschaft der Warzenschweine besonders häufig. Sie sind durch mehrere fossile „Gattungen“ (*Notochoerus*, „*Orthostonyx*“, „*Pronotochoerus*“, „*Afrochoerus*“, „*Tapinocoerus*“) vertreten. Reste von Waldschweinen (*Kolpo-* und *Hylochoerus*) sind selten. Ebenfalls sehr formenreich sind die Hornträger entwickelt. Zu den schon genannten Gattungen kommen die Antilopen mit Duckern (*Cephalophus*), Waldböcken (*Tragelaphus*, *Taurotragus*), Riedböcken (*Adenota*, *Redunca*), Pferde- und Spießböcken (*Hippotragus*, *Oryx*), Kuhantilopen (*Alcelaphus*), Gazellen (*Gazella*, *Antidorcas*, *Aepycoerus*) und Böckchen (*Nesotragus*, *Oreotragus*), ferner die afrikanischen Büffel (*Syncerus*). Diese haben verschiedene, seither ausgestorbene Formen (s. o.) hervorgebracht, unter denen die *Homoioceras antiquus*-Gruppe mit langhörnigen und Großformen besonders erwähnt sei.

Unter den afrikanischen Elefanten sind nach MAGLIO neben den bereits erwähnten Angehörigen der afrikanischen Elefanten (*Loxodonta atlantica*) auch solche der *Elephas*-Linie (*Elephas recki*, *E. iolensis*) vertreten. Die zum Mammut-Stamm gehörigen Archidiskodonten scheinen im Pleistozän nicht mehr in Afrika heimisch gewesen zu sein. Pleistozäne Arten sind nur aus Eurasien und Nordamerika bekannt geworden.

So wertvoll die bisherigen Funde eiszeitlicher Faunen in Afrika auch sind, so ist eine detaillierte Faunengeschichte der Säugetiere für das Pleistozän noch nicht zu schreiben. Der in Zusammenhang mit Klimaschwankungen stehende mehrfache Wechsel von mehr humiden und mehr ariden Phasen hat zu wiederholten tiefgreifenden Änderungen in der Urwald- und Savannenvegetation bzw. der Ausdehnung der Seen (z. B. Tschad-, Rudolf- und Victoria-See) und damit zu entsprechenden Arealverschiebungen bei den Säugetieren geführt. Heute wüstenartige Gebiete Nordafrikas waren noch vor wenigen Jahrtausenden von einer Baumsavanne bedeckt, in der Elefanten, Giraffen, Nashörner, Zebras, Wildkamele, Antilopen, Paviane und Strauße heimisch waren. Auch Flußpferde waren bis ins Nildelta verbreitet. Erst vor wenigen Jahrtausenden erscheinen in Ägypten Wüstengazellen und andere anspruchslosere Elemente. Die zum heutigen nordafrikanischen Wüstengürtel führende Austrocknung ist demnach sehr jungen Datums, wie auch die zahllosen Felszeichnungen im Gebiet der Sahara und die altägyptische Säugetierfauna bestätigen. So besaß auch der Tschadsee vor 7000 Jahren noch eine weitaus größere Ausdehnung als gegenwärtig.

Mit der Entstehung der afrikanischen Säugetierfauna und ihrer gegenwärtigen Verbreitung sind noch verschiedene Probleme verknüpft. Sie betreffen sowohl den Einfluß paläarktischer Elemente und die Herkunft verschiedener Säugetiergruppen als auch die Frage, wie weit Urwaldformen echte, d. h. primäre Waldbewohner sind. Während dies für das Hirschferkel (*Hyemoschus*), Zwergflußpferd (*Choeropsis*), Gorilla und Meerkatzen als sicher angenommen werden kann, sind Okapi, Bongo, Baumschliefer und Mandrill keine primären Urwaldformen. Sie sind es vermutlich erst mit den Vegetationsveränderungen im Pleistozän geworden.

Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang auch Befunde über das Vorkommen südafrikanischer Elemente im Pleistozän Ostafrikas sowie die einst weite Verbreitung vom Breitmaulnashorn (*Ceratotherium*) und Dschelada (*Theropithecus [Simopithecus]*).

In ihrer Gesamtheit vermitteln die fossilen Säugetierfaunen Afrikas folgendes Bild: Aus dem Eozän sind nur endemische Gattungen nachgewiesen. Seither hat deren Zahl vom Oligozän (80 %) über das Miozän (75—55 %) bis zum Pliozän (50 %) abgenommen, um erst wieder im Quartär anzusteigen, was jedoch nicht auf die geographische Isolation, sondern auf klimatische Barrieren (Sahara) zurückzuführen ist.

### 2.2.3.5. Die einstigen Säugetierfaunen von Madagaskar

Der Sonderstellung der madagassischen Säugetierfauna soll hier durch ein eigenes Kapitel Rechnung getragen werden. Die Fossilgeschichte ist leider weitgehend unbekannt. Richtige (sub-)fossile Faunen liegen nur aus dem Quartär vor, deren Zusammensetzung stark von der heutigen abweicht (Abb. 58). Sie zeigen, daß einst die Halbaffenfauna viel formenreicher war und außerdem Zwerghlußpferde (*Hippopotamus lemerlei*) und Erdferkel (*Plesiorycterus madagascariensis*) auch auf Madagaskar heimisch waren. Die madagassischen Zwerghlußpferde sind weder mit dem westafrikanischen (*Choeropsis liberiensis*) noch mit den eiszeitlichen Zwerghlußpferden der Mittelmeerinseln näher verwandt. Es sind tetraprotodonte Formen, die wohl als eiszeitliche Einwanderer aus Ostafrika über die Mozambique-Straße nach Madagaskar gelangten, wie die vermutliche altquartäre Stammform (*Hippopotamus imaguncula*) vom afrikanischen Festland annehmen läßt. Demgegenüber dürfte das mit der festländischen Unterart praktisch identische madagassische Flusschwein (*Potamochoerus porcus larvatus*) erst mit dem Menschen nach Madagaskar gekommen sein. Problematisch ist, wann und wie die Vorfürger von *Plesiorycterus* vom afrikanischen Festland nach Madagaskar gelangten. Nach PATERSON zeigt *Plesiorycterus* bemerkenswerte Unterschiede gegenüber *Orycteropus*, die eine sehr frühe Aufspaltung notwendig machen und vermuten lassen, daß die Tubulidentaten bereits im Eozän, zusammen mit den Halbaffen, Madagaskar erreicht haben.

Unter den Halbaffen waren im Quartär — und zwar verschiedentlich noch in historischer Zeit — zahlreiche heute ausgestorbene Formen auf Madagaskar heimisch. Radiometrische Altersdaten nach der  $^{14}\text{C}$ -Methode ergaben für Halbaffenknochen von Amparihingidro ein Alter von 2850 Jahren, für Ampasambazimba bei Tananarive  $1035 \pm 50$  Jahre und für Itampolo 980 Jahre, doch dürften manche erst später ausgerottet worden sein, wie alte Reiseberichte von FLACOURT vermuten lassen. Zweifellos spielte auch die zunehmende Austrocknung großer Teile Madagaskars und die Rodung der Wälder eine Rolle für das Aussterben der Halbaffen.

Während sich die (sub-)fossilen Borstenigel, die Nesomyinae und die madagassischen Schleichkatzen höchstens durch etwas größere Dimensionen von ihren lebenden Verwandten unterscheiden (z. B. *Cryptoprocta spelaea*), kennt man unter den Halbaffen außer den auch heute heimischen Arten richtige Riesenformen (Lemuridae: *Megaladapis*; Indriidae: *Archaeoindris*), die Schimpansen- und Oranggröße erreichten, und Halbaffen, deren Evolutionsniveau bis zu einem gewissen Grad mit dem von Hundsaffen verglichen werden kann („Archaeolemuridae“: *Archaeolemur*, *Hadropithecus*). Außerdem sind verschiedene ausgestorbene Gattungen aus der Verwandtschaft der Lemuriden (*Prohapalemur*) und Indriidae (*Mesopropithecus*, „*Neopropithecus*“, *Palaeopropithecus*, *Archaeoindris*) bekannt geworden, von denen manche (*Palaeopropithecus*) im posteranialen Skelett bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit Baumfaultern aufweisen. Letztere sind deshalb einst auch als „*Bradytherium madagascariense*“ beschrieben worden. Sie dokumentieren die einstige Formenfülle der madagassischen Halbaffen.

*Megaladapis edwardsi* war ein plumper Riesenlemur, der als langsamer Greifkletterer (Vertikalkletterer nach TATTERSALL) und vorwiegend Blatt- oder Fruchtfresser mit dem Koala unter den Beuteltieren verglichen werden kann. Die Vordergliedmaßen waren zwar beträchtlich länger als die Beine, doch war *Megaladapis* zweifellos kein Schwingkletterer, wie schon der kräftig entwickelte Daumen erkennen läßt. Bemerkenswert sind die starke Schnauzenverlängerung, die Ausdehnung des Riechhirns und die Vergrößerung der niedrigkronigen Molaren. Mit *Daubentonias* ist die wohl aberranteste Halbaffengattung Madagaskars genannt.

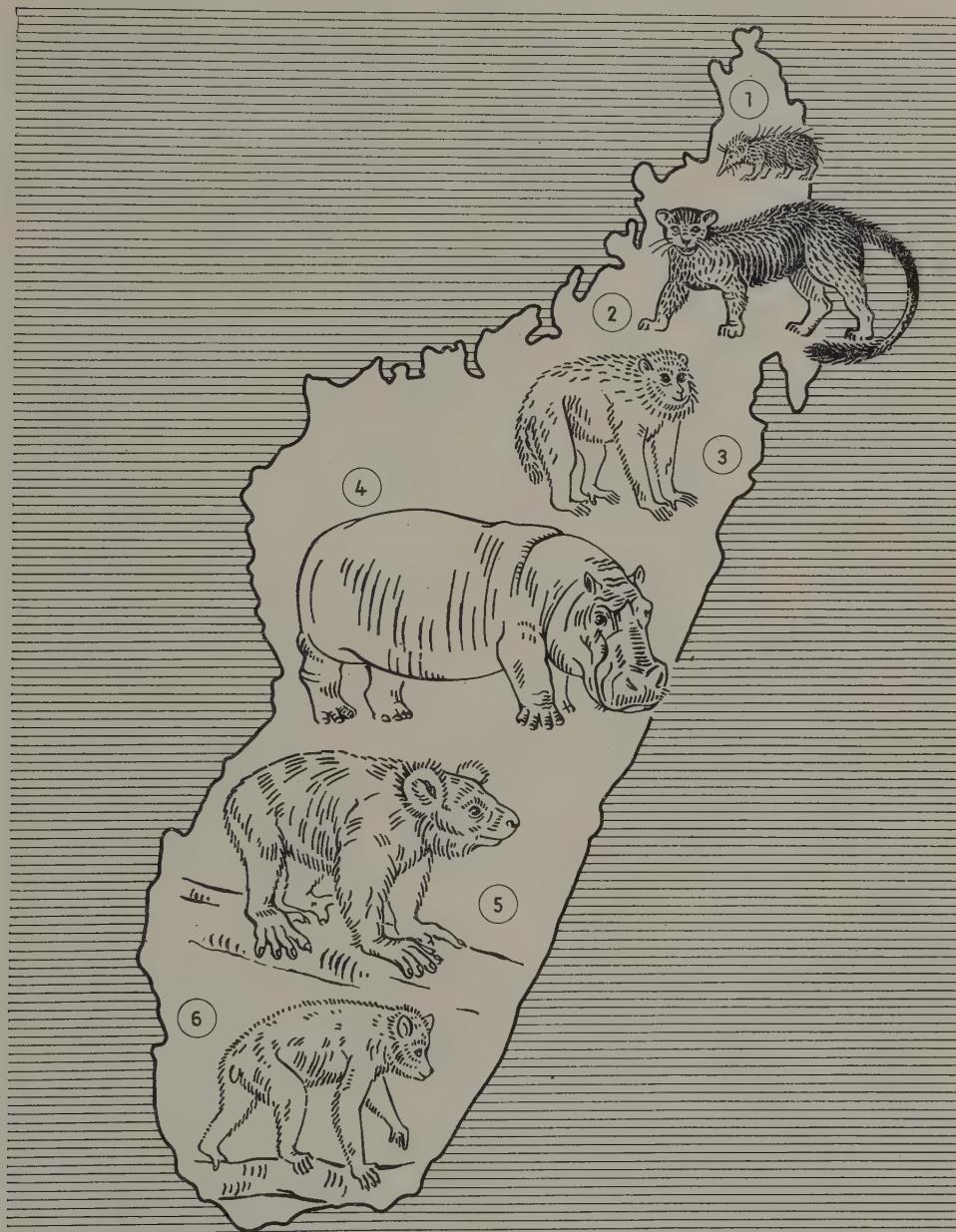


Abb. 58. Subfossile Säugetiere Madagaskars. Seither ausgestorbene Formen (z. B. Zwerghflußpferd und Riesenhalbaffen: *Megaladapis*) nach rechts orientiert. Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert. 1 — *Tenrec*, 2 — *Cryptoprocta*, 3 — *Archaeolemur*, 4 — *Hippopotamus*, 5 — *Megaladapis*, 6 — *Palaeopropithecus*.

Die den Indriiden nahestehenden Archaeolemuren haben unabhängig von den Affen in einzelnen Merkmalen das Simier-Niveau erreicht (z. B. Schädelform, Augenstellung, Encephalisationsniveau, Backenzahngebiß). Es waren fortschrittliche, terrestrisch lebende Halbaffen und keine echten Affen; diese haben Madagaskar nie erreicht. TATTERSALL und STARCK vergleichen *Archaeolemur* mit den Pavianen und *Hadropithecus stenognathus* mit dem abessinischen Dschelada (*Theropithecus*) unter den Hundsaffen. Die Ähnlichkeit im Gebiß kann nach STARCK wahrscheinlich mit der gleichen Ernährung (Gras- und Samenfresser) erklärt werden. Die Formenfülle der Indriidae läßt auf eine einstige Radiationsphase schließen, die zu verschiedenen ökologischen Nischenformen bzw. Typen geführt hat.

Die Halbaffen zählen zweifellos zu frühen Immigranten, die im Alttertiär ähnlich wie die Vorfahren der Borstenigel (Tenrecidae) von Afrika aus Madagaskar erreicht haben. Vermutlich gelangten sie — wie die Madagaskar-Ratten — per Drift nach Madagaskar, wie das Fehlen von Huftieren, Schliefern und Rüsseltieren nahelegt. Allerdings ist für die Borstenigel eine zweimalige Besiedlung Madagaskars nicht ganz auszuschließen (vgl. *Geogale*).

Die Herkunft der Madagaskar-Ratten (Nesomyinae) erfolgte ganz offensichtlich auch vom afrikanischen Festland, doch dürften sie erst im frühen Jungtertiär die Insel per Drift erreicht haben. Ihre heutige Formenfülle ist eher durch eine Radiation auf einer von Nagetieren freien Insel Madagaskars zu erklären als durch eine mehrmalige „Einwanderung“, wie es F. PETTER annimmt. Es handelt sich trotz der bemerkenswerten Unterschiede der einzelnen Gattungen im Backengebiß um eine einheitliche Gruppe der hamsterartigen Nager.

Die heute durch zwölf endemische Arten vertretenen Schleichkatzen gehören wohl zu oligozänen Immigranten. Sie sind — wie zuletzt STARCK betonte — eine weniger einheitliche Gruppe als etwa die Borstenigel, so daß eine mehrphasige Besiedlung nicht völlig auszuschließen ist. Eine gewisse Sonderstellung kommt der Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) zu, die auf Grund einiger morphologischer Merkmale verschiedentlich überhaupt als primitive Katze (Felidae) bzw. als Angehörige einer eigenen Familie bewertet wird. Sie steht jedoch in den Schlüsselmerkmalen den Viverriden am nächsten und gehört einer früh von den übrigen Schleichkatzen getrennten Stammlinie an.

Demgegenüber wären die Madagaskar-Mungos (Galidiinae) nach STARCK einer jüngeren Schicht, die meist als Angehörige der Hemigalinae klassifizierten hochspezialisierten Ameisenschleichkatzen (*Eupleres*) und die Fanaloka (*Fossa*) einer jüngsten Schicht zuzuordnen. Die Galidiinen (*Galidia*, *Salanoia* [= „*Hemigalidia*“], *Mungotictis* und *Galidictis*) stehen einander näher und haben sich zweifellos aus einer gemeinsamen Wurzelgruppe entwickelt, für die eine afrikanische Herkunft als gesichert gelten kann. Schwieriger ist es mit den Genera *Fossa* und *Eupleres*, die als nächste Verwandte der südasiatischen Hemigalinae gelten, neuerdings jedoch einer eigenen Gruppe (Fossinae) zugeordnet werden, die nur entfernt mit den Hemigalinen verwandt ist. Morphologische Befunde sprechen jedenfalls für eine frühe Abspaltung von *Fossa* vom Wurzelstock, aus dem Hemigalinae und Viverrinae entstanden sind. *Fossa* und *Eupleres* hätten sich dann parallel zu den orientalischen Hemigalinen entwickelt. Dementsprechend können auch die Schleichkatzen nicht als Stütze für die immer wieder angenommenen faunistischen Beziehungen Madagaskars zur orientalischen Region herangezogen werden. Erst weitere Fossilfunde vom afrikanischen Festland können eine endgültige Klärung dieser Frage und damit auch des Problems einer ein- oder mehrphasigen Besiedlung Madagaskars durch die Viverriden bringen.

Somit erklärt sich die Fülle von Lebensformen unter den Halbaffen, Borstenigeln, Schleichkatzen und Nagetieren durch die lange Separation Madagaskars und macht auch die tiergeographische Sonderstellung der madagassischen Fauna verständlich. Sie bildet eine eigene Subregion innerhalb der äthiopischen Region.

## 2.2.4. Nordamerika

Die vorzeitlichen Säugetierfaunen Nordamerikas zählen neben jenen Europas zu den bestbekannten der Welt. Die Kenntnis der mesozoischen Faunen reicht altersmäßig zwar nicht so weit zurück wie in Europa, die Fossildokumentation ist dafür jedoch ungleich besser. Besonders gut sind die tertiär- und eiszeitlichen Faunen bekannt. Sie stammen vorwiegend aus den USA. Aus Zentralamerika sind bisher nur wenige, vor allem kaum tertiärzeitliche Faunen bekannt geworden. Immerhin gewähren die Fossilfunde in ihrer Gesamtheit einen ausgezeichneten Überblick über die Faunengeschichte Nordamerikas und geben zusammen mit der Altersdatierung auch wesentliche Erkenntnisse in verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht.

### 2.2.4.1. Mesozoische Faunen

Mesozoische Säugetierfaunen sind aus dem Ober-Jura und der Kreidezeit Nordamerikas bekannt. Die Fossildokumentation reicht somit nicht so weit zurück wie etwa in Europa oder Afrika, ist dafür jedoch unvergleichlich besser, besonders was die Kreidefaunen betrifft.

Die geologisch ältesten Säugetierreste stammen aus der Morrison-Formation von Wyoming (Como Bluff) und Colorado (Garden Park). Sie entsprechen dem jüngsten Jura und damit dem Purbeck in England. Die Säugetiere sind Angehörige verschiedener Stämme, die erkennen lassen, daß eine erste Radiation der Säugetiere bereits erfolgt war und die Anfänge dieser Wirbeltiergruppe weiter zurück liegen.

Es sind Vertreter der Triconodonta (Triconodontidae: *Priacodon*, *Trioracodon*, *Phascolodon*), der Docodonta (*Docodon*), der Multituberculata (*Ctenacodon*, *Psalodon*), der Symmetrodonta (*Tinodon*, *Amphidodon*) und der Pantothenia (*Paurodon*, *Dryolestes*, *Amblotherium*, *Melanodon*, *Melthacolestes* usw.). Es sind somit Angehörige der Prototheria (i. w. S.) und der Theria (i. w. S.). Während diese mesozoischen Prototheria seither wieder ausgestorben sind, bilden die Pantothenia die Stammformen der Beuteltiere und Placentalier, die erstmalig in der Kreidezeit auftreten.

Reste von Kreidesäugetieren sind bisher aus der jüngeren Unterkreide (Albien der Trinity Sande bzw. die Butler Farm Local Fauna bei Forestburg in Texas) und aus der Oberkreide bekannt geworden. Obwohl Säugetierreste aus dem Trinitysanden fast nur in Form isolierter Zähne vorliegen, sind sie für stammes- und verbreitungsgeschichtliche Fragen von außerordentlicher Bedeutung, da sie die einzigen Dokumente von der frühesten Differenzierung der Metatheria und Eutheria darstellen. Die Fauna als Ganzes ist leider noch nicht bearbeitet. Neben Multituberculaten (Plagiaulacidae), Symmetrodonten (*Spalacotheroides*) und Triconodonten (*Astroconodon*) sind erstmalig „echte“ Theria (Theria i. e. S.) nachgewiesen. Auch aus der Butler Farm Local Fauna sind fast nur isolierte Zähne bekannt. Die Theria sind als *Holoclemensia* (= „*Clemensia*“), *Kermackia* und *Pappotherium* beschrieben worden. Während *Holoclemensia* und *Kermackia* als Theria indet. bzw. *Holoclemensia* von SLAUGHTER als Angehöriger der Beuteltiere klassifiziert werden, wird *Pappotherium* (Pappotheriidae) fast allgemein als Vertreter der Eutheria (Insectivora) angesehen.

Nur LILLEGRAVEN deutet *Pappotherium* als Vorläufer der Oberkreide-Beuteltiere. Damit ist zugleich die Schwierigkeit aufgezeigt, die einer taxonomischen Beurteilung von isolierten Backenzähnen von Theria begegnet.

Aus der Oberkreide sind in den letzten Jahren vor allem durch neue Untersuchungsmethoden (Schlammten von Sedimenten nach Kleinsäugetierresten) zahlreiche Säugetierzirkommen mit einer reichen Säugetierfauna bekannt geworden. Die wichtigsten Faunen stammen aus der Lance-Formation und der Hell Creek-Formation von Wyoming sowie der Edmonton-, der Judith River- und der Milk River-Formation von Alberta (Kanada), die dem Maastricht bzw. Campan gleichzusetzen sind. Weitere Funde liegen aus dem Cenoman von Texas und dem Campan von New Mexico vor. Die Säugetiere der jüngeren Ober-Kreidezeit sind Angehörige der letzten Triconodonten (*Alticonodon*) und Symmetrodonten (ähnlich *Spalacotheroides*), ferner der sehr artenreichen Multituberculaten (Ptilodontoidea: Ptilodontidae: *Kimbethia*; Ectypodontidae: *Mesodma*, *Cimexomys*; Cimolodontidae: *Cimolodon*; Taeniolabioidea: Cimolomyidae: *Meniscoessus*, *Cimolomys*), der Marsupialia (Didelphidae: *Alphadon*, *Glasbius*; Pediomyidae: *Pediomys*, Stagodontidae: *Didelphodon* = „*Thlæodon*“, *Eodelphis*) und der Placentalia (Eutheria). Die Formenfülle der Multituberculaten in der Oberkreide wird mit der Entfaltung der Angiospermen in Zusammenhang gebracht.

Unter den Eutheria sind nicht nur Angehörige der Insectivora (Leptictidae: *Gypsonictops*, *Procerberus*; Palaeoryctidae: *Cimolestes*, *Batodon* und? Deltatheriididae: cf. *Deltatheroides*)\* vertreten, sondern auch solche der Urhuftiere (Condylarthra: Arctocyonidae mit *Protungulatum*) und der Primaten (Paromomyidae: *Purgatorius*). Manche Formen, wie etwa *Galolestes* aus Mexiko, lassen sich nicht sicher zuordnen. *Potamotyses* ist ein primitiver Vertreter der Theria. Immerhin ist damit die bereits in der jüngsten Kreidezeit erfolgte basale Aufspaltung der Placentalia dokumentiert. Aber auch die Beuteltiere lassen eine überraschende Formenfülle erkennen, die auf eine frühe Radiation der Didelphoidea hinweist. Reste von Symmetrodonten und Triconodonten sind aus der jüngsten Kreidezeit nicht bekannt geworden. Sie dürften damals bereits ausgestorben gewesen sein. Trotz der bedeutenden Erweiterung unserer Kenntnis von der Säugetierfauna der Kreidezeit in den letzten Jahren ist die Dokumentation noch gering. Erst mit dem Beginn des Tertiärs fließen die Quellen der Überlieferung reichlicher, so daß erst ab diesem Zeitpunkt die Fossilgeschichte besser bekannt ist.

#### 2.2.4.2. Alttertiäre Faunen

Alttertiäre Faunen sind vor allem aus den nichtmarinen Ablagerungen im Bereich der intermontanen Becken der Rocky Mountains und der großen Ebenen östlich davon bekannt geworden. Weitere liegen aus dem Bereich der atlantischen Küste aus marinen Sedimenten vor. Aus Mittelamerika sind bisher nur vereinzelt alttertiäre Säugetiere beschrieben worden. Die wichtigsten paleozänen und eozänen Säugetierfaunen Nordamerikas stammen aus dem San Juan-Becken in Neu Mexiko und Südwest-Colorado, dem Bighorn-Becken, Wind River-, Bridger-, Green River- und Washakie-Becken von Wyoming sowie dem Uinta-Becken von Utah.

Die Zusammensetzung der ältesttertiären Säugetierfaunen Nordamerikas wird nur unter Berücksichtigung der damaligen paläogeographischen Situation verständlich. Damals war Nordamerika über Grönland und Spitzbergen direkt mit Europa verbunden, denn der nördliche Nordatlantik existierte damals noch nicht. Dies wird auch durch den Nachweis alteozäner Säugetiere aus der Eureka Sound-Formation

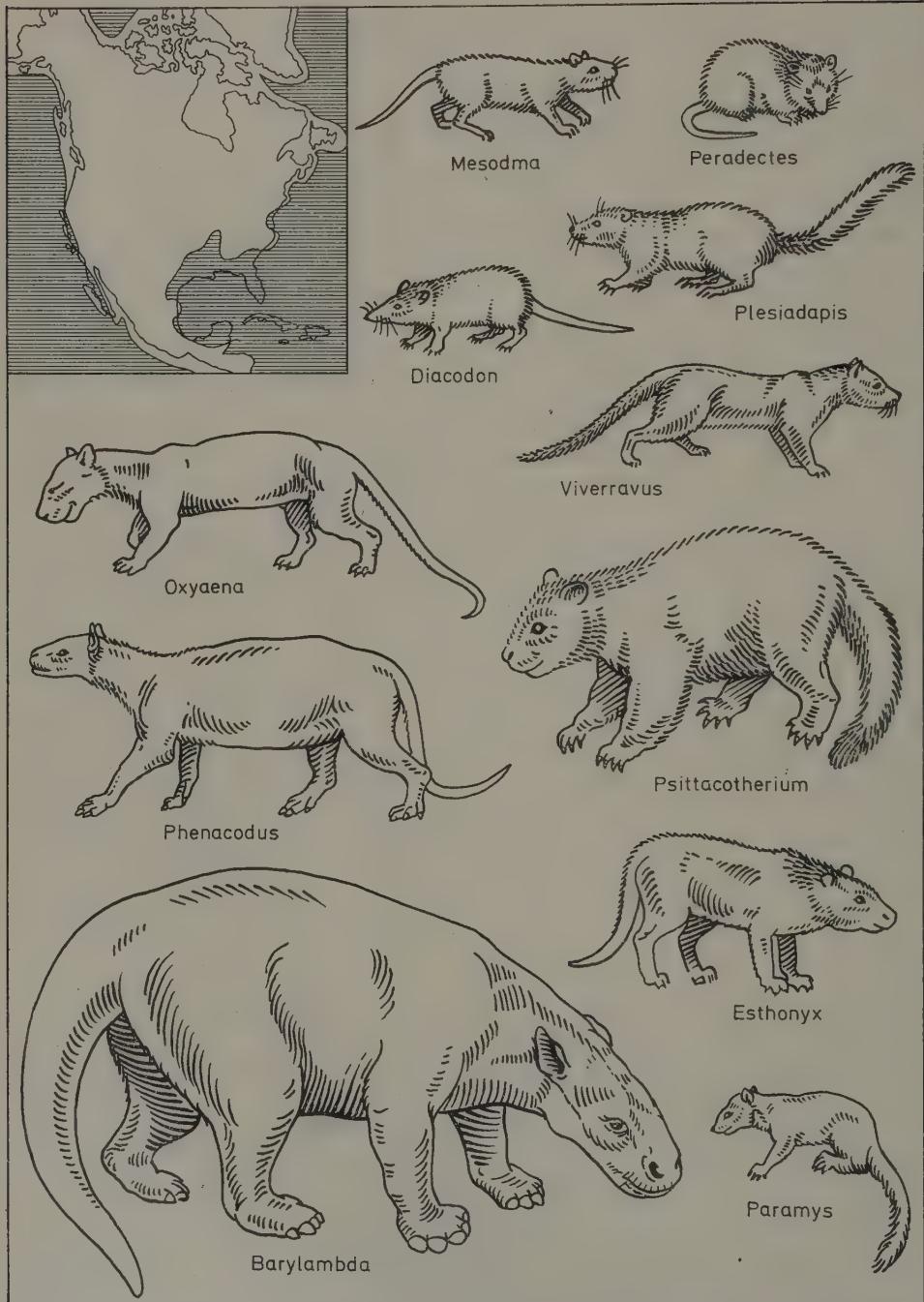
im arktischen Archipel Kanadas (Ellesmereland) bestätigt. Die von dort bekannten Halbaffen, Pantodonten und Unpaarhufer zeigen nämlich nicht nur große Übereinstimmung mit Gattungen aus dem Wasatch der USA, sondern auch mit jenen aus dem Sparnaciens-Ypresien von Westeuropa.

Gleichzeitig trennte damals ein östlich vom heutigen Ural verlaufender Meeresarm, nämlich das Obikmeer und die Turgaistraße, Europa vom asiatischen Festland. Diese Meeresstraße verband die Tethys im Süden mit der „arktischen“ See im Norden. Im Mittel-Eozän war diese Landverbindung zwischen Nordamerika und Europa unterbrochen, ein Faunenaustausch für Landtiere war seither nur mehr über die zeitweise landfeste Beringbrücke möglich. Ein Faunenaustausch mit Südamerika begann erst im jüngsten Tertiär und erreichte über die Panamabrücke im Plio-Pleistozän seinen Höhepunkt (s. o.).

Die Paleozänfauna Nordamerikas setzt sich aus Angehörigen völlig ausgestorbener Stämme und aus Vertretern der Beuteltiere, Insektenfresser, (?) Riesengleiter, Primaten, (?) Pholidotiden (Palaeoanodonta), Nagetiere\*, Unpaarhufer\* und Raubtiere zusammen (Abb. 59). Zu den ersten zählen die Multituberculaten (Ptilodontidae: *Ptilodus*; Taeniolabididae: *Taeniolabis*; Eucosmodontidae: *Eucosmodon*), Taeniodonten (Stylinodontidae: *Wortmania*, *Psittacotherium*, *Conoryctes*), Condylarthren (Arctoeyonidae: *Oxyclaenus*, *Claenodon*; Mesonychidae: *Dissacus*; Hyopsodontidae *Mioclaenus*; Phenacodontidae: *Phenacodus*; Peritychidae: *Carsiptychus* und Meniscotheriidae: *Meniscotherium*), Hyaenodonten (*Oxyaenidae*: *Oxyaena*), Tillo-donten (Esthonychidae: *Esthonyx*), Pantodonten (Pantolambdidae: *Pantolambda*; Titanoididae: *Titanooides*; Barylambdidae: *Barylambda*; Coryphodontidae: *Coryphodon*) und Dinoceraten (Uintatheriidae: *Probathyopsis*). Von den übrigen Gruppen verschwinden die Palaeanodonten und die (?) Riesengleiter noch im Alttertiär, die Beuteltiere und die Primaten erst im Miozän. Unter den Urhuftieren (Condylarthra) sind Formen bekannt, die den Stammformen der südamerikanischen Urhuftiere (Didolodontidae) und jenen der Litopterna nahestehen. Angehörige primitiver Notoungulaten sind bisher aus dem nordamerikanischen Paleozän nicht nachgewiesen. Den Multituberculaten wird im wesentlichen die ökologische Rolle von Nagetieren, den Hyaenodonten jene von Raubtieren zugeschrieben, während die Taeniodonten, Pantodonten und Dinoceraten neben den Urhuftieren die Huftiere vertreten.

Die Beuteltiere sind nur durch Beutelratten (Didelphidae: *Peradectes*) nachgewiesen. Sie werden als Nachkommen von heimischen Oberkreide-Didelphiden (*Alphadon*) angesehen. Die Insektenfresser sind durch eine Reihe verschiedener Formen bekannt. Manche von ihnen zeigen durch das diprotodontische Vordergebiß gewisse Ähnlichkeiten mit Primaten (Plesiadapoidea) und sind wiederholt auch als solche klassifiziert worden (Mixodectidae: *Mixodectes*, *Elpidophorus*; Apatemyidae: *Apatemys*; Nyctitheriidae: *Leptacodon*, *Pontifactor*). Diese und die übrigen Insectivoren gehören praktisch nur ausgestorbenen Familien (Leptictidae: *Prodiacodon*, *Myrmecoboides*; Pantolestidae: *Palaeosinopa*, Adapisoricidae [= Amphilemuridae]: *Leptacodon*, *Litolestes*) an. Da über die Zuordnung einzelner dieser Insectivoren (z.B. *Litolestes*) keine Einhelligkeit besteht, lässt sich das Auftreten von Angehörigen rezenter Familien (z. B. Erinaceidae) für das Paleozän nicht mit Sicherheit angeben.

Auch die Primaten sind durch ausgestorbene Gruppen, wie Plesiadapoidea (= Paromomyoidea) und die Omomyidae (= Anaptomorphidae) unter den Tarsiiformes vertreten. Es sind Halbaffen. Die Plesiadapoidea besitzen ein diprotodontisches Vordergebiß, das seinerzeit zur Zuordnung zu den Chiromyiden geführt hat. Zu den bekanntesten Gattungen zählen *Plesiadapis* und *Pronothodectes* als Plesiadapidae, *Paromomys* und *Phenacolemur* als Paromomyidae (= „Phenacolemuridae“), *Carpolestes*, *Elphidiotarsius* und *Carpodaptes* als Carbolestidae und *Picroidus* (Picroidontidae). Es sind z. T.



hochspezialisierte Fruchtfresser, wie sie in späterer Zeit verschiedentlich unter den Fledertieren auftreten. Die Omomyiden (*Omomys, Navajovius*) hingegen sind nicht so einseitig spezialisiert. Sie werden zur Wurzelgruppe der Koboldmakis gezählt. Tiergeographisch nicht weniger interessant, aber problematisch ist der Nachweis von Riesengleitern. *Planetetherium* wird auf Grund der Spezialisierung des Vordergebisses als Angehöriger der gegenwärtig südostasiatischen Riesengleiter (Dermoptera) angesehen. Die Zuordnung dieser und verwandter eozäner Formen zu den Dermopteren ist jedoch keineswegs gesichert, da Schädelreste und das postcraniale Skelett unbekannt sind und eine ähnliche Differenzierung der Schneidezähne auch bei „Erinaceiden“ (z. B. *Litolestes*) bekannt ist.

Ähnliches gilt auch für die Palaeodonten (Metacheiromyidae: *Palaeodon*). Es fehlen ihnen die typischen Merkmale der neotropischen Xenarthren, als deren Stammformen sie meist angesehen werden. Das reduzierte und mit *Proteles* vergleichbare Gebiß sowie große mediane Gaumengruben, die auf eine kräftig entwickelte und weit herausstreckbare Zunge schließen lassen, und die Grabanpassungen im postcranialen Skelett sprechen für myrmecophage Formen. Neuerdings werden die Palaeodonten mit den sonst fast nur altweltlich verbreiteten Schuppentieren (Pholidota) in Verbindung gebracht. Diese selbst sind aus dem Alt-Oligozän (Chadronian) durch Maniden (*Patriomanis*) nachgewiesen. Die Nagetiere sind durchwegs Angehörige der Protogomorpha (Ischyromyoidea: Paramyidae mit *Paramys*). Es sind altertümliche Nagetiere, die zwar im Aussehen an Hörnchen erinnern, doch von diesen durch das ursprünglichere Gebiß und die primitivere Kaumuskulatur verschieden sind. Sie gelten als Stammformen der übrigen Nagetiere.

Die Raubtiere sind nur durch die Stammgruppe der heutigen Carnivoren (Miacidae: *Ictidopappus, Didymictis*) nachgewiesen. Es waren kleine, im Aussehen den Mardern und Schleichkatzen ähnliche Formen.

Die Übereinstimmung mit der erst in jüngster Zeit neu untersuchten paleozänen Säugetierfauna Europas ist sehr groß und betrifft nicht nur Gattungen (z. B. *Paramys, Plesiadapis, Dissacus, Phenacodus, Esthonyx, Coryphodon*). Es sind auch Formen bekannt, die spezifische Unterschiede vermissen lassen. Daher sind kaum für Nordamerika bodenständige Säugetiergruppen anzugeben, wie etwa die Palaeodonten und die (erst im Eozän aus Asien bekannten) Taeniodonten. Den Paleozänfaunen Nordamerikas fehlen nicht nur Angehörige rezenter Familien unter den Nagetieren, (?) Insektenfressern, Primaten und Raubtieren, sondern auch die Fledertiere, Paarhufer, Wale, Sirenen und die Hasenartigen.

Im Eozän treten erstmalig nicht nur die Paarhufer, Hasenartigen, Wale, Sirenen und Fledertiere auf, sondern auch Angehörige zahlreicher rezenter Familien (Abb. 60). Während des Alt-Eozäns sind die faunistischen Beziehungen zu Europa — ähnlich wie im Paleozän — noch sehr eng. Im Mittel-Eozän macht sich die Eigenentwicklung in beiden Kontinenten bemerkbar, der nördlichste Atlantik bildet nunmehr eine echte Barriere für die Landfaunen. Diese Eigenentwicklung wird ab dem Mittel-Oligozän durch einen mehrfachen Faunenaustausch über die Beringbrücke wiederholt unter-

---

Abb. 59. Paläogeographie und Säugetiere im Paleozän von Nordamerika. Nordamerika damals noch über Baffin-Island, Grönland und Spitzbergen mit Europa landfest verbunden. Neben den seither völlig ausgestorbenen Multituberculaten (*Mesodma*), Urhuhrtieren (*Phenacodus*), „Ur“-Raubtieren (*Oxyaena*), Pantodonten (*Barylambda*), Taeniodonten (*Psittacotherium*) und Tilloodonten (*Esthonyx*) bereits Beuteltiere (*Peradectes*) sowie Insektenfresser (*Diacodon*), Primaten (*Plesiadapis*), Nage- (*Paramys*) und Raubtiere (*Viverravus*) als Placentalia nachgewiesen. Figuren nur annähernd maßstäblich verkleinert (vgl. S. 155 wegen *Paramys*).

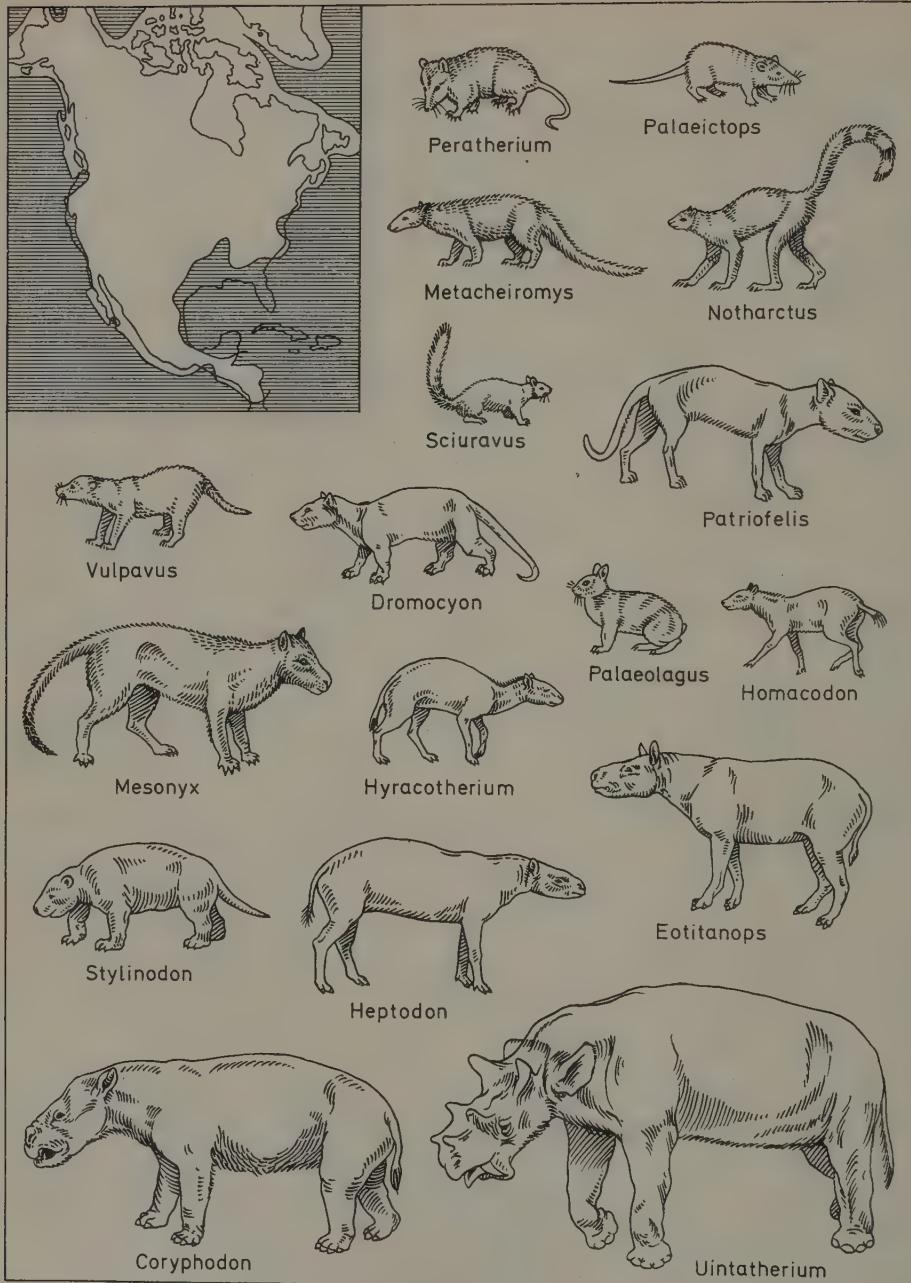


Abb. 60. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Eozän von Nordamerika. Trennung von Europa im Mitteleozän vollzogen, Verbindung mit Asien über Beringbrücke. Außer den bereits im Paleozän heimischen Stämmen (Beuteltiere: *Peratherium*, Insektenfresser: *Palaeictops*, Primaten: *Notharctus*, Nagetiere: *Sciuravus*, Raubtiere: *Vulpavus*, Hyaenodonten: *Dromocyon* und *Patriofelis*, Urhuftiere: *Mesonyx*, Pantodonten: *Coryphodon*, Dinoceraten: *Uintatherium*, Taeniodonten: *Stylinodon* und Palaeanodonten: *Metacheiromys*) sind nunmehr auch Paarhufer (*Homacodon*), Unpaarhufer (Ceratomorpha: *Heptodon*, Hippomorpha: *Hyracotherium* und *Eotitanops*), und Lagomorphen (*Palaeolagus*) nachgewiesen. Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.

brochen, ohne daß davon die Sonderentwicklung einzelner Sägerstämme betroffen ist. Da die Oligozänfauna im wesentlichen einer evoluerteren Eozänfauna entspricht, erscheint eine gesonderte Besprechung nicht notwendig. Das Eozän-Oligozän entspricht der Zeitspanne vom Wasatchian bis zum Whitneyan.

Von den bereits im Paleozän heimischen Säugetierordnungen sind die Multituberculaten, Taeniodonten, Tillodonten, Pantodonten, Dinoceraten und Condylarthren zwar noch verbreitet und häufig, doch sterben sie spätestens am Ende des Eozäns aus. Mit *Arctostylops* (Arctostylopidae) ist aus dem Alteozän ein Huftier nachgewiesen, das nicht nur Ähnlichkeiten mit *Palaeostylops* aus dem Jung-Paleozän Asiens besitzt. Ursprünglich als Entelonychier klassifiziert, werden *Arctostylops* und *Palaeostylops* allgemein als Angehörige der Notoungulaten klassifiziert. Im Unterkiefer-Molarengesäß sind zweifellos Ähnlichkeiten vorhanden, doch sind die Unterschiede in den Maxillar-Molaren und den Prämolaren beträchtlich. Bevor keine Schädelreste von den beiden Gattungen der Nordhemisphäre vorliegen, erscheint die Zugehörigkeit zu den sonst nur neotropischen Notoungulaten nicht gesichert.

Die Palaeodonten und die Hyaenodonten sterben im Oligozän aus, nur die Beuteltiere und Primaten sind mit ihren letzten Vertretern auch aus dem Miozän bekannt.

Die noch im Paleozän häufigen Multituberculaten werden im Eozän von den Nagetieren schrittweise verdrängt. Die vergrößerten und stark verlängerten sowie nur einseitig mit Schmelz bedeckten Schneidezähne der eozänen Multituberculaten (Taeniolabididae: *Taeniolabis*) funktionierten zwar als Nagezähne, sie waren jedoch nicht wurzellos wie bei den Nagetieren.

Als ursprünglichste Placentalia sind die Insektenfresser mit Nachkommen paleozäner Formen, wie die Leptictiden (*Palaeictops*, *Prodiacodon*), Pantolestiden (*Pantolestes*), Apatemyiden (*Apatemys* = „*Teilhardella*“) und Adapisoricidae (*Leptacodon*, *Entomoletes*) sowie durch Igel (Erinaceidae) und nach KRISHTALKA im Jung-Eozän auch durch Spitzmäuse (Soricidae: *Domnina*) nachgewiesen. Dazu kommen im Jung-Eozän als Einwanderer aus Asien die Lagomorphen mit primitiven Leporiden (*Mytonolagus*). Sie lassen sich von *Lushilagus* aus dem älteren Jung-Eozän Asiens ableiten.

Erstmals sind nun auch Fledertiere (Chiroptera) mit *Icaronycteris* (Icaronycteridae) aus dem Alt-Eozän von Wyoming dokumentiert. Sie besaßen bereits richtige Flughäute wie die modernen Fledertiere, vereinigen jedoch Merkmale der Fledermäuse und Flughunde.

Innerhalb der Primaten erscheinen neben den bereits aus dem Paleozän bekannten Plesiadapoidea und Tarsiiformes erstmals primitive Angehörige der Lemuriformes mit den Adapiden (= „Notharctidae“: *Notharctus*, *Smitodectes*, *Pelycodus*), die im posteranialen Skelett den modernen Lemuren gleichen, doch deren Gebißspezialisierungen vermissen lassen. Letztere sind Einwanderer aus der Alten Welt. Neben Plesiadapiden (*Plesiadapis* = „*Nothodectes*“, Paromomyidae: *Phenacolemur*) mit nagerähnlichen Formen sind koboldmakiartige Halbaffen (*Omomyinae* und *Anaptomorphinae*) mit verschiedenen Gattungen (*Omomys*, *Anaptomorphus*, *Tetonius*) nachgewiesen, von denen einzelne im Oligozän weitgehend das Affenniveau erreicht haben (*Rooneyia*). Echte Affen haben die Nearktis nie erreicht.

Die Nagetiere erleben ihre erste Entfaltung. Außer den Protogomorphen sind im jüngeren Alttertiär nunmehr auch Hörnchen (Sciuridae: *Protosciurus*), Biber (Castoridae: *Agnotocator*, *Palaeocastor*), Taschenmäuse (Heteromyidae: *Heliscomys*), Hamsterartige (Cricetidae: *Simimys*, *Eumys*, *Scottimus*) und Hüpfmäuse (Zapodidae: *Megasmynthus*, *Schaubeumys*) verbreitet. Es sind durchwegs Angehörige ausgestorbener Gattungen. Rezente Genera erscheinen erst im Jungtertiär. Die Protogomorphen entwickelten mit den Ischyromyiden, Paramyiden, Sciuraviden, Aplodontiden und Cylindrodontiden eine Formenfülle, die im Jungtertiär durch Angehörige

völlig anderer Nagerfamilien ersetzt wird. Mit den Aplodontiden ist die einzige auch gegenwärtig überlebende Familie der Protrogomorphen genannt. *Prosciurus* aus dem Oligozän ist ein primitiver Angehöriger dieser Familie. Die ausgestorbenen Eomyiden (*Adjidaumo*, *Paradjidaumo*, *Yoderimys* usw.) erleben im Oligozän eine Radiation. Mit den Cricetiden und Zapodiden erscheinen im Jung-Eozän auch Myomorphen unter den Nagern. Sie sind vermutlich Einwanderer aus Eurasien. Caviomorpha und Hystricomorpha sind aus dem Alttertiär Nordamerikas nicht bekannt, auch wenn einzelne eozäne Nager, wie *Prolapsus* aus Texas und *Guanajuatomys* aus Mexiko, einen hystricognathen Unterkiefer besitzen.

Die Hyaenodonten sind häufig und haben mit den Oxyaeniden (*Oxyaena*, *Patriofelis*) und Hyaenodontiden (*Hyaenodon*, *Tritemnodon*, *Limnocyton*) fuchs- und wolfsgroße Formen hervorgebracht. Manche von ihnen zeigen ein katzenähnlich differenziertes Gebiß (*Machaeroides*, *Apataelurus*). Die Hyaenodonten werden im Laufe des jüngeren Alttertiärs von den echten Raubtieren (Carnivora) völlig zurückgedrängt und verschwinden in Nordamerika mit dem Ende des Oligozäns.

Auch die Raubtiere (Carnivora) lassen eine Radiation ähnlich jener der Nagetiere erkennen, indem neben den Miaciden (*Miacis*, *Viverravus*, *Vulpavus*) nunmehr Marderartige (Mustelidae: *Palaeogale*), primitive Waschbären (Procyonidae: *Mustelavus*), Katzenartige (Felidae: *Nimravus*, *Dinictis*, *Hoplophoneus*), „Bären“- (Amphicyonidae: *Amphicyon*) und schließlich auch Hundeartige (Canidae: *Hesperocyon* = „*Pseudocynodictis*“) auftreten. Unter den Feliden sind bereits hochspezialisierte Säbelzahnkatzen vorhanden, die allerdings mit den jungtertiären Machairodonten nicht direkt verwandt sind. Waschbärenartige und Hunde erweisen sich als bodenständige Gruppen. Erstere breiten sich erst im Jungtertiär nach Südamerika, letztere auch nach Eurasien aus. Robben sind aus dem Alttertiär nicht bekannt geworden.

Die Urhuftiere (Condylarthra) verschwinden mit den letzten Angehörigen, wie *Phenacodus* (Phenacodontidae) und *Hyopsodus* (Hyopsodontidae) im Eozän. Es waren fünfzehige Huftiere mit einem vollständigen Gebiß und einem primitiven Gehirn mit kaum oder nur gering gefurchten Großhirnhemisphären.

Unter den Taeniodonten (*Stylinodon*), Pantodonten (*Coryphodon*) und den Dinoceeraten (*Uintatherium*) haben sich im Eozän richtige Großformen entwickelt, von denen letztere ökologisch die Rolle von Flußpferden und Nashörnern übernommen hatten. Die Tilloodontier sind mit *Esthonyx* und *Tillodon* (= „*Tillotherium*“) vertreten. Die „echten“ Huftiere sind im älteren Eozän durchwegs durch Kleinformen nachgewiesen.

Die Unpaarhufer (Perissodactyla) erscheinen mit primitiven Equiden (Hyracotheriinae: *Hyracotherium* = „*Eohippus*“) im jüngsten Paleozän bzw. ältesten Eozän (Clarkforkian). Die Hyracotherien des Alt-Eozäns waren vierzehige katzen- bis fuchsgroße Urwaldbewohner. Sie werden im Mittel- und Jung-Eozän von *Orohippus* und *Epihippus*, im Oligozän von *Mesohippus* und *Miohippus* abgelöst, die durchwegs dreizehig und Blattäser waren. Erst im Miozän entwickeln sich richtige Grasfresser unter den Equiden.

Die dominierende Gruppe unter den Unpaarzehern sind jedoch die Tapirartigen, die mit verschiedenen Familien (Helaletidae einschl. „*Hydrachyidae*“, Isectolophidae und Tapiridae) vertreten sind. Die alttertiären Tapire, die erstmalig mit *Homagalax* (Isectolophidae) im Alt-Eozän auftreten, waren schlankbeinige, rüssellose und vierzehige Formen. Sie lassen sich — wie die Hyracotherien — von paleozänen Urhufieren (Phenacodontidae) ableiten und bilden zugleich die Stammformen der Nashörner. Bei den Helaletidae (*Heptodon*, *Helletes*, *Colodon*) entsteht eine verlängerte Oberlippe. Mit *Protapirus* erscheinen im Oligozän die „echten“ Tapire (Tapiridae), die gleichfalls eine bewegliche Oberlippe besaßen, die schließlich im Jungtertiär zum

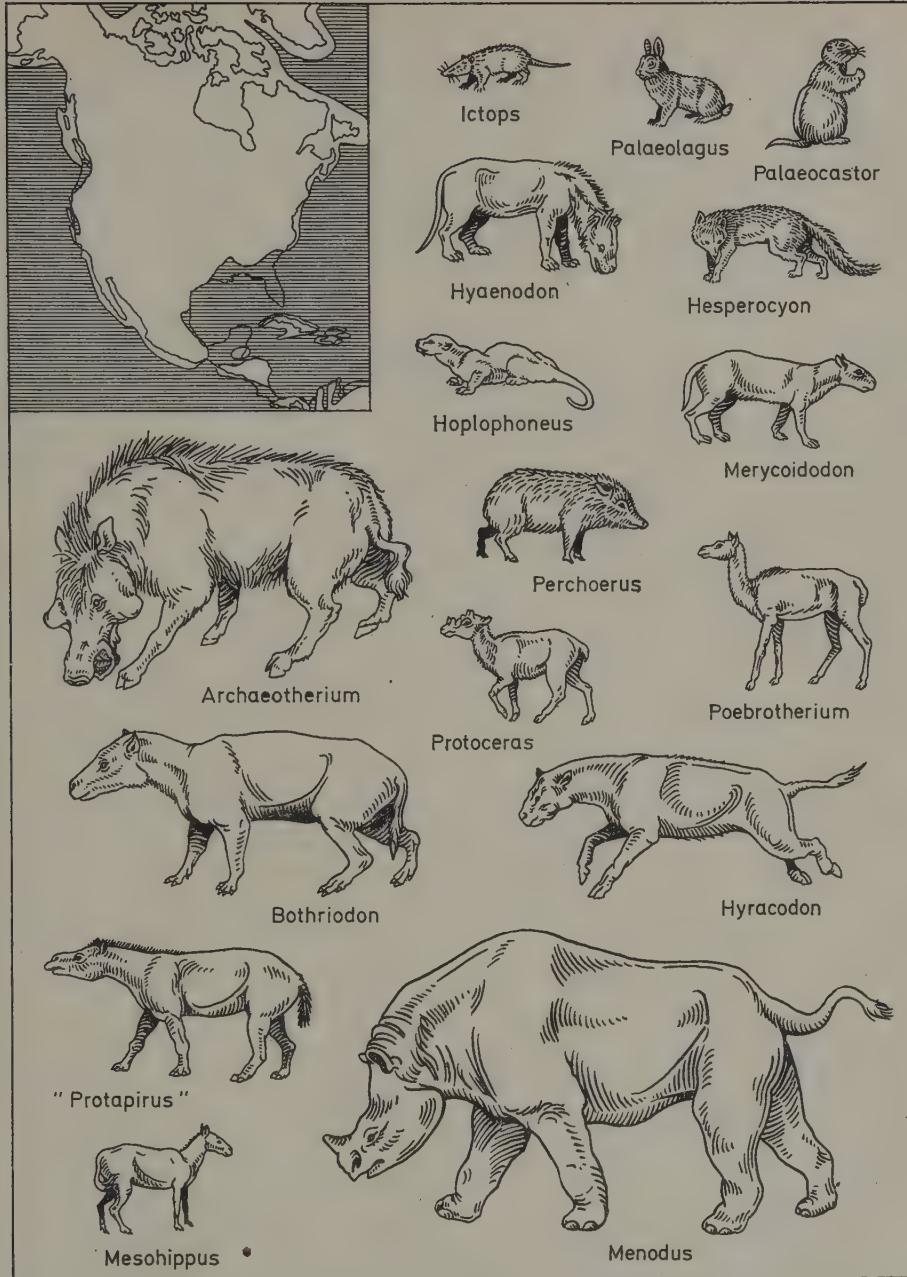


Abb. 61. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Oligozän von Nordamerika. Verbindung mit Asien über die Beringbrücke. Multituberculaten, Taeniodonten, Tillodonten, Condylarthren Pantodonten und Dinoceraten sind verschwunden. Titanotherien (*Menodus*) und Hyäenodonten (*Hyaenodon*) treten zurück. Häufig sind Nichtwiederkäuer und primitive Wiederkäuer unter den Paarhufern (*Archaeotherium*, *Bothriodon*, *Perchoerus*, *Merycoidodon*, *Poebrotherium*, *Protoceras*), ferner Unpaarhufer mit primitiven Tapiren („*Protapirus*“), Nashörnern (*Hyracodon*) und Equiden (*Mesohippus*) sowie Nage- (*Palaeocastor*) und Raubtiere (*Hesperocyon*, *Hoplophoneus*). Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.

Tapirrüssel umgebildet wurde. Wie geringfügig die Unterschiede zwischen eozänen Tapiren und primitiven Nashörnern sind, zeigen die Hyrachyiden, die ursprünglich als Angehörige der Rhinocerotoidea klassifiziert wurden (Abb. 61).

Diese selbst sind ausschließlich durch hornlose Formen vertreten, unter denen plump- (*Amynodontidae*: *Amynodon*, *Metamynodon*) und schlankbeinige Formen (*Hyracodontidae*: *Triplopus*, *Hyracodon*; *Rhinocerotidae*: *Trigonias*, *Caenopus*) auftreten. Neben diesen Familien waren im Alttertiär Nordamerikas auch die nashornähnlichen Titanotherier (*Brontotheriidae*) und altertümliche Ancylopoden (*Eomoropidae*: *Palaeomoropus*) als weitere Perissodactylen heimisch. Während die Titanotherier im Alt-Oligozän mit richtigen Riesenformen (*Menodus*, *Brontops*, *Brontotherium*) völlig aussterben, erscheinen die Ancylopoden mit den Chalicotheriiden wieder im Jungtertiär. Es sind jedoch miozäne Einwanderer aus Asien.

Unter den gleichfalls artenreichen Paarhufern (*Artiodactyla*) dominieren die schweineartigen Nichtwiederkäuer mit Diacodectiden, Dichobuniden, Choeropatamiden, Leptocoeriden, Entelodontiden, Anthracotheriiden und Dicotyliden (= Tayassuiden). Von ihnen überleben nur die Nabelschweine (Dicotyliden) bis zur Gegenwart. Sie sind vermutlich aus Asien eingewandert. Sie erscheinen erstmals im Alt-Oligozän (Chadronian) mit *Perchoerus* und *Thinohyus*. Echte Schweine (*Suidae*) haben Nordamerika nie erreicht. Weitere Paarhufer sind im Alttertiär durch Oreodonten (*Agriocoeridae* und *Merycoidodontidae*), Tylopoden („*Oromerycidae*“, *Camelidae* und *Protoceratidae*) und Tragulinen (*Hypertragulidae* und *Leptomerycidae*) heimisch gewesen. Die Oreodonten und die Schwielensohler (Tylopoden) sind bodenständige Gruppen, von denen erstere sich nie, die Tylopoden erst im jüngsten Tertiär nach Eurasien und Südamerika ausgebreitet haben. Hirsche, Gabelböcke und Hornträger fehlen im Alttertiär Nordamerikas noch völlig.

Zu diesen alttertiären Landsäugetieren kommen noch die ausgestorbenen Desmostylia als Küstenbewohner und die Wale (Cetacea). Die ursprünglich als Seekühe klassifizierten Desmostylia waren, wie vollständige Skelettfunde gezeigt haben, quadrupede Säugetiere, die im Aussehen und auch im Gebiß mit dem zu Stoßzähnen umgebildeten Vordergebiß entfernt an Flußpferde erinnert haben, deren Lebensweise jedoch eher mit jener der Walrosse verglichen werden kann. Es sind Huftierverwandte, die auf die Küsten des Nordpazifik beschränkt waren. Im Alttertiär der nordamerikanischen Pazifikküste waren die Desmostylia durch die Gattung *Cornwallius* vertreten.

Die Wale sind durch Urwale (Archaeoceti), primitive Zahn- (Odontoceti) und Bartenwale (Mysticeti) nachgewiesen. Als bekannteste Urwale seien *Basilosaurus* (= „*Zeuglodon*“; *Basilosauridae*) und *Dorudon* (*Dorudontidae*) genannt, welche die unterschiedlichen Spezialisierungen innerhalb der Archaeoceten zeigen. Neben altertümlichen, an Landsäugetiere erinnernden Kennzeichen im Schädel und Gebiß sind auch hochspezialisierte Merkmale (z. B. Verlängerung der Wirbel und Vermehrung der Wirbelzahl bei *Basilosaurus*) ausgebildet. Die im Eozän weit verbreiteten Urwale zeigen im Oligozän einen starken Rückgang und kommen im Jungtertiär nur mehr im Südwest-Pazifik und Nordost-Atlantik vor. Sie werden durch primitive Zahn- und Bartenwale ersetzt. Den Zahnwalen (*Squalodontidae*: *Eosqualodon*, *Squalodon*) fehlt der für die modernen Odontoceten typische „Teleskop“-Schädel, die Parietalia sind noch vorhanden, die Backenzähne noch mehrspitzig, und ihre Zahl ist nicht sekundär vermehrt. Mit den Cetotheriiden erscheinen im mittleren Oligozän erstmalig echte zahnlose Bartenwale (*Cetotheriidae*). Die wegen des stark reduzierten Gebisses verschiedentlich als primitiver Bartenwal angesehene jungoligozäne Gattung *Aetiocetus* (*Aetiocetidae*) ist nach dem Schädelbau vermutlich ein Angehöriger der Zahnwale.

Damit ist ein Überblick über die Säugetierfaunen des nordamerikanischen Alttertiärs gegeben. Kennzeichnend sind nicht nur die angeführten Formen mit den als bodenständig erkannten Palaeanodonten, Oreodonten, Tylopoden, Aplodontiden, Caniden, Brontoheriiden und Equiden, sondern auch das Fehlen von Rüsselspringern, Affen, Litopteren, Astrapotherien, Pyrotherien, Xenungulaten, Rüsseltieren, Schliefern und Embrithopoden sowie der Therido-, Cavio- und Hystricomorpha unter den Nagetieren.

#### 2.2.4.3. Jungtertiäre Faunen

Jungtertiäre Faunen sind in großer Zahl und Vollständigkeit aus Nordamerika beschrieben worden. Sie sind sowohl aus der Pazifischen und der Atlantischen Küstenprovinz als auch der Great Plains- und der Great Basin-Provinz im zentralen und westlichen Nordamerika bekannt. Mittelamerikanische Faunen sind selten, geben jedoch wertvolle Hinweise in paläogeographischer Sicht. Auch die Kenntnis der Kleinsäugerfaunen hat in den letzten Jahren entscheidende Fortschritte erfahren und damit nicht nur die altersmäßige Parallelisierung mit Faunen der Alten Welt erleichtert, sondern auch interessante Ergebnisse in verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht gebracht. Im Jungtertiär vollzieht sich ein bedeutender Faunenwandel, der durch das Aussterben einzelner Gruppen und durch das Erscheinen zahlreicher neuer Formen bedingt ist. Dennoch entsprechen die damaligen Faunen nicht den heutigen, da noch etliche, gegenwärtig ausgestorbene oder aus Nordamerika seither verschwundene Stämme existierten, abgesehen davon, daß viele jungtertiäre Arten von ihren rezenten Verwandten völlig oder weitgehend verschieden waren (Abb. 62).

Zu den miozänen Einwanderern aus Eurasien zählen Igel (Erinaceidae), Rüsseltiere, Rhinocerotiden (*Teleoceras*), Ancylopoden (Chalicotheriidae), Lagomorphen (*Oreolagus*), Nagetiere (Cricetidae; Eomyidae mit *Pseudotheridomys*), Raubtiere (Ursidae, Lutrinae) und Paarhufer (Cervidae), zu pliozänen Immigranten die Gepard-Hyänen, Katzenbären (*Parailurus*) und verschiedene Marderartige, wie etwa die Vorfahren der Grisons. Im Pliozän gelangten von Südamerika her über die nunmehr bestehende Panamabrücke Riesenfaultiere (*Megalonychidae* mit *Pliometanastes*) nach Nordamerika. Neben den bereits im Alttertiär heimischen Paarhufern, wie Nabelschweine, Anthracotherien, Entelodonten, Oreodonten und Tylopoden, treten nun auch Gabelböcke (Antilocapridae einschließlich „*Merycodontidae*“) auf, die ebenso wie die Mylagauliden unter den Nagetieren als autochthone und endemische Elemente zu bewerten sind. Bei manchen ist die Herkunft nicht ganz geklärt, wie etwa bei den giraffenähnlichen Dromomeryciden und den Blastomerycinen.

Im Miozän treten die letzten Beuteltiere mit Beutelratten (*Herpetotherium*) und die Halbaffen (*Omomyidae* mit *Ekgmowechashala*) auf. Die Primaten verschwinden damit endgültig aus der Nearktis, während die Beuteltiere mit Beutelratten (*Didelphis*) im Pleistozän aus der neotropischen Region erneut einwandern. Unter den Insektenfressern sind neben Spitzmäusen (*Paradomina*, *Limnoecus*, *Ingentisorex*, *Pseudotrimylus*, *Sorex*) nun auch „echte“ Maulwürfe (Uropsilinae: *Mystipterus* = „*Mydecodon*“; Scalopinae: *Scalopoides*, *Scapanus*), „echte“ Igel (Erinaceinae mit *Amphechinus*, *Stenoechinus* und *Parvericius*) sowie Rattenigel (*Echinosoricinae* mit *Lanthanotherium* und *Ocajila*) anzutreffen. Die seinerzeit auf Bisamrüssler (Desmaninae) bezogene Gattung *Gaillardia* (einschließlich „*Hydroscapheus*“) aus dem Pliozän gehört einer eigenen, ausgestorbenen Unterfamilie (Gailliardiinae) der Maulwürfe an. Die Bisamrüssler selbst haben Nordamerika nie erreicht. Die Rattenigel verschwinden jedoch wieder im Pliozän, was auch für die Mylagauliden unter den Nagern gilt, die

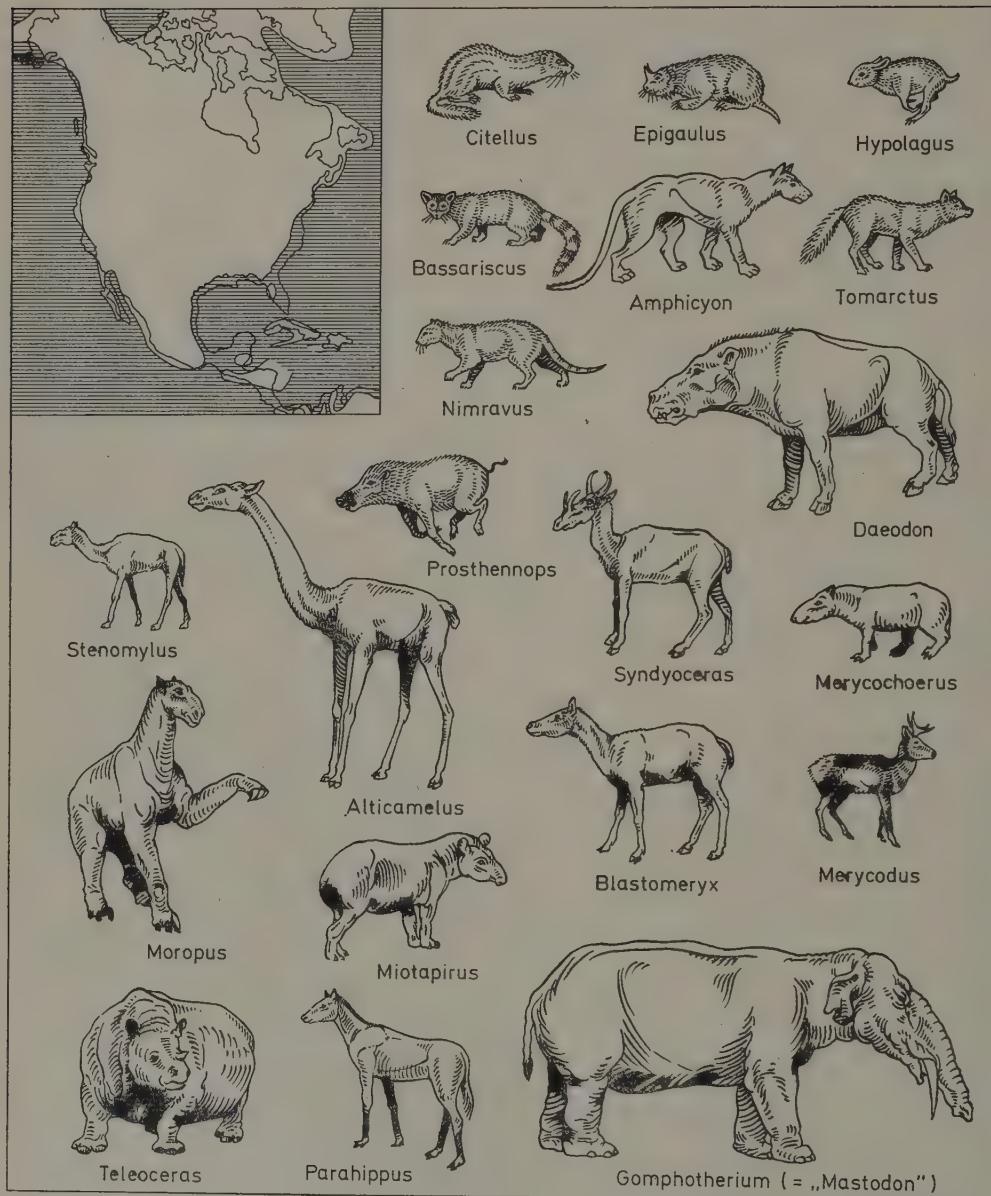


Abb. 62. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Jung-Tertiär von Nordamerika. Verbindung mit Asien über die Beringbrücke. Paarhufer mit Entelodonten (*Daeodon*), Nabelschweinen (*Prosthennops*), Oreodonten (*Merycochoerus*), Tylopoden (*Alticamelus*, *Stenomylus*), Protoceratiden (*Syndyoceras*), Hirschen (*Blastomeryx*) und Gabelböcken (*Merycodus*) dominieren neben Raubtieren (*Amphicyon*, *Tomarctus*, *Bassariscus*, *Nimravus*), Nagetieren (*Citellus*, *Epigaulus*), Lagomorphen (*Hypolagus*), Unpaarhufern (*Moropus*, *Miotapirus*, *Teleoceras*, *Parahippus*) und Rüsseltieren (*Gomphotherium* (= „Mastodon“)). Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.

als subterrane Gräber in vieler Hinsicht an die altweltlichen Blindmäuse erinnern. Aberrante Formen, wie *Epigaulus* aus dem jüngsten Miozän (Clarendonian), besaßen knöcherne Nasenhörner. Die Mylagauliden (*Mylagaulodon*, *Mesogaulus*, *Mylagaulus* und *Epigaulus*) sind die ausgestorbene Schwestergruppe der Stummelschwanzhörnchen (Aplodontiden). Während diese stets an feuchtere Standorte gebunden waren, besiedelten die Mylagauliden die damaligen Trockengebiete.

Unter den Sciuriden sind nunmehr rezente Gattungen, wie *Tamias*, *Pteromys*, *Petauristodon*, *Sciurus* und *Marmota*, bekannt geworden. Taschenratten (Geomyidae) mit Gattungen wie *Entomyscus*, *Pliosacomys* und *Geomys* sind neben den Taschenmäusen (Heteromyiden) mit *Mookomys*, *Perognathus*, *Proheteromys* usw. artenreich vertreten. Demgegenüber treten die Eomyiden mit *Leptodontomys* und *Pseudotheridomys*, von denen letztere Gattung nach FAHLBUSCH als Einwanderer aus Europa anzusehen ist, stark zurück. Die Wühler oder Hamsterartigen (Cricetidae) sind durch „Cricetodontinen“ (*Copemys* = Cricetinae nach FAHLBUSCH) und Hesperomyini (*Peromyscus*, *Macrognathomys*) nachgewiesen. Erstmalig treten im Pliozän auch Wühlmäuse (Arvicolidae = „Microtidae“) mit primitiven Formen (*Promimomys*, *Ogmodontomys*, *Mimomys*) auf, aus denen sich auf der Holarktis die ganze Fülle der quartärzeitlichen Wühlmäuse entwickelte. Unter den Hüpfmäusen (Zapodidae) finden sich neben den eigentlichen Hüpfmäusen (*Pliozapus*) auch die gegenwärtig ausschließlich altweltlichen Birkenmäuse (Sicistinae mit *Megasmithus*, *Schaubemannys*). Sie dokumentieren — zusammen mit den Rattenigeln, Rüsseltieren, Equiden, Aplodontiden, Eomyiden und anderen Familien — den wiederholten Faunenaustausch im Jungtertiär mit Eurasien. Zugleich zeigen sie, daß manche Säugetiergruppen im Tertiär vorübergehend ein wesentlich größeres Verbreitungsareal bewohnten.

Unter den Raubtieren erscheinen mit *Plionarctos* im jüngsten Miozän (Hemphillian) die Vorläufer der Kurzschnauzenbären (Tremarctinae = „Arctotherinae“), die im Quartär in Nord- und Südamerika verbreitet waren und gegenwärtig im Brillenbären ihren letzten Vertreter besitzen. Mit *Ursus abstrusus* treten erstmalig im jüngsten Pliozän (Blancan) die echten Bären (Ursinae) in Nordamerika auf. Es sind Vorläufer der Schwarzbärengruppe. Die Marderartigen (Mustelidae) sind durch Marder (*Megalictis*, *Promartes*), Wiesel (*Palaeogale*, *Miomustela*, *Mustela*), Otter (*Sthenictis*) und Stinktiere (*Pliogale*, *Martinogale*, *Spilogale*) sowie durch die ausgestorbenen Gattungen *Eomellivora* und *Beckia* gut vertreten. Auch die Stammformen von *Enhydra* sind durch *Enhydriodon* im Mio-Pliozän Kaliforniens nachgewiesen. Im Pliozän erscheinen auch die Grisonini (= Galictini) mit *Pannonictis* (= „*Trigonictis*“) sowie die Nordamerika-Dachse (Taxideinae) mit *Pliotaxidea* in Nordamerika.

Die Waschbären (Procyonidae) sind durch *Zodiolestes*, *Aletocyon* und *Bassariscus*, die Hundeargenten (Canidae) durch zahlreiche Gattungen nachgewiesen, von denen *Hesperocyon* und *Leptocyon* zu den Vorläufern der modernen Gattungen gehören, während *Cynodesmus* und *Tomarcos* zu den Borophagini des Plio-Pleistozäns mit *Aeluropodus*, *Osteoborus* und *Borophagus* (= *Hyaenognathus*) führen. Sie haben in Nordamerika die Rolle der Hyänen übernommen, die nur vorübergehend im jüngsten Tertiär durch die Gepardhyänen (*Chasmaporthetes* als Gegenstück zu *Euryboa*) vertreten waren.

Die Katzenartigen sind im jüngsten Miozän noch mit den letzten Überlebenden der alttümlichen Säbelzahnkatzen unter den Nimravinen, nämlich *Barbourofelis*, vertreten. Sie werden im Pliozän von den „modernen“ Säbelzahnkatzen, den Machairodontinae (*Machairodus* und *Ischyrosmilus*), abgelöst. Daneben treten im Pliozän sowohl Vorläufer von Luchs (*Lynx stouti*) als auch von anderen Kleinkatzen auf. Pumas sowie „echte“ Großkatzen (Pantherinae) fehlen noch, sie erscheinen mit *Felis inexpectata* bzw. *Panthera* erst im Pleistozän.

Unter den Lagomorphen dominieren im Miozän noch die Ochotoniden mit *Oreolagus* und die Archaeolaginen unter den Leporiden mit *Archaeolagus* und *Panolax*. *Oreolagus* aus dem Late Arikareean ist vermutlich ein Nachkomme von *Desmatolagus* aus dem Oligozän Asiens. Die Ochotoniden werden im Pliozän von *Hesperolagomys* und *Ochotona*, die Leporiden von den Leporinen mit *Alilepus*, *Pratilepus* und *Nekrolagus* ersetzt. *Alilepus* gilt ähnlich wie *Ochotona* und *Hesperolagomys* als Einwanderer aus Asien. *Hypolagus* als weiterer altweltlicher Einwanderer im Jung-Pliozän überdauert als Archaeolagine auch die Plio-Pleistozängrenze.

Unter den Paarhufern dominieren nunmehr die Wiederkäfer. Die Nichtwiederkäfer sind nur mehr durch Anthracotheriiden (*Arretotherium*), Entelodontiden (*Daeodon*) und Nabelschweine (Dicotylidae = Tayassuidae) vertreten. Lediglich die letztgenannte Familie erreicht mit mehreren Gattungen, wie *Perchoerus*, *Hesperphys*, *Dyseohyus* und *Prosthennops*, einen gewissen Formenreichtum, der auch noch im Pleistozän anhält. Die Wiederkäfer (Ruminantia) ihrerseits sind durch die Schwiliensohler (Tylopoda) und die Pecora (einschließlich Tragulina) formenreich nachgewiesen. Dazu kommen noch die ausgestorbenen Oreodonten mit den Merycodontiden, von denen viele Stammlinien mit zahlreichen Gattungen, wie *Mesoreodon*, *Ticholeptus*, *Ustacochcerus*, *Merycochoerus*, *Merychyus*, *Metoreodon* und *Cyclopodus*, in Nordamerika verbreitet waren. Die Oreodonten verschwinden im Pliozän. Die Tragulinen waren mit den Hypertraguliden (*Hypertragulus*, *Nanotragulus*) im Miozän heimisch. Unter den Tylopoden finden sich neben den Stammformen der eiszeitlichen Kamele (*Procamelus*) und Lamas (*Pliauchenia*) auch langhalsige Giraffenkamele (Alticameliniae) mit *Oxydactylus* und *Alticamelus* und die schlankbeinigen Gazellenkamele (Rakomyliniae) mit *Stenomylus* und *Rakomylus*. Bei den Gazellenkamele besteht das Backengebiß aus einigen wenigen stark vergrößerten und hochkronigen Zähnen. Dazu kommen noch die Protoceratiden, die knöcherne Nasen-, Stirn- und Scheitelhörner besaßen (*Syndyoceras*, *Synthetoceras*, *Paratoceras*), die verschiedentlich zu den Tylopoden gerechnet werden.

Gabelbockantilopen sind mit den „Merycodontiden“ (*Merycodus*, *Merycerus*) im Mio-Pliozän und den Antilocaprinen (*Proantilocapra*, *Sphenophalus*) im jüngsten Miozän und Pliozän vertreten. Dazu kommen die Dromomeryciden (*Dromomeryx*, *Rakomeryx* und *Cranioceras*), die verschiedentlich wegen ihrer giraffenähnlichen Schädelfortsätze als Angehörige der „Giraffoidea“ klassifiziert werden. Sie vertreten ökologisch primitive Giraffen. Demgegenüber waren die Hirschartigen (Cervidae) im Jungtertiär Nordamerikas nur durch geweilose Formen (*Blastomerycine* mit *Blastomeryx* und *Longirostromeryx*) nachgewiesen. Geweiträger fehlen ebenso wie die Hornträger (Bovidae). Sie erscheinen erst im Pleistozän. Ihre Rolle haben im Jung-Tertiär die Merycodonten und Antilocaprinen übernommen.

Unter den Unpaarhufern sind nur mehr echte Tapire (Tapiridae), Nashörner (Rhinocerotidae), Pferde (Equidae) und Ancylopoden (Chalicotheriidae) heimisch. Die Tapire (*Miotapirus*, *Tapiravus*) hatten bereits einen richtigen Rüssel ausgebildet und unterschieden sich nur wenig von den heutigen Arten. Unter den Nashörnern sind die Diceratherien mit *Diceratherium*, hornlose Formen mit *Aceratherien* (*Aphelops*) und die Brachypotherien (= Teleoceratinae) mit *Teleoceras* verbreitet. Letztere gelten als Einwanderer aus Eurasien. Während die Diceratherien bereits im älteren Miozän ausgestorben sind, verschwinden die übrigen Nashörner mit dem jüngsten Miozän (Clarendonian). Unter den Equiden dominieren dreizehige Formen sowohl unter den blattäsenden Anchitherien (*Anchitherium*, *Hippichippus*) als auch unter den Grasfressern, die mit *Merychippus* im Miozän aus laubäsenden Anchitherien hervorgingen. Sie sind die Stammformen der Hipparionen (*Hipparrison*, *Nannippus*, *Neohipparrison*) des Clarendonian und Hemphillian. Im Clarendonian erscheinen auch

die ersten Einhufer mit *Phiohippus*, im Blancan mit der Gattung *Equus*. Die Hipparionen überdauern nur vereinzelt die Plio-Pleistozängrenze. Die Chalicotheriiden sind selten und nur im Miozän durch *Moropus* und *Tylocephalonyx* nachgewiesen. Sie verschwinden mit dem Mittel-Miozän.

Die Rüsseltiere erscheinen erstmals im Miozän (Barstovian) mit bunodonten Mastodonten (*Gomphotherium*) und etwas später mit den Platybelodonten (*Platybelodon* und *Amebelodon*) und den zygodonten Mastodonten (*Pliomastodon*). Es sind Einwanderer aus Eurasien, die Nordamerika über die Beringbrücke erreicht haben. Dinothieren und Stegodonten gelangten als wärmeliebende Rüsseltiere nicht nach Nordamerika. Unter den bunodonten Mastodonten lassen sich mehrere Linien unterscheiden, indem neben den Platybelodonten nicht nur tetralophodont Formen (*Tetralophodon*) und solche mit langer Unterkiefersymphyse (*Gomphotherium riograndensis*) zu unterscheiden sind, sondern auch trilophodont Arten (*Rhynchotherium*), die als Ausgangsformen der quartärzeitlichen Mastodonten Südamerikas, wie *Stegomastodon*, *Haplomastodon* und *Cuvieronius*, gelten. Während die Platybelodonten im Pliozän und die bunodonten Mastodonten im älteren Pleistozän in Nordamerika wieder aussterben, hält sich die zygodonte Linie, die mit „*Miomastodon*“ im Miozän auftritt, mit *Mammut americanus* bis ins Jung-Pleistozän. Elefanten erscheinen mit den Mammuten als Einwanderer aus Asien erst im Pleistozän. Die *Palaeoloxodon*-Gruppe hat Nordamerika nicht erreicht.

Die Desmostylia waren durch die Desmostyliden mit *Desmostylus* und *Vanderhoefius* und durch die Cornwalliiden mit *Paleoparadoxia* in der pazifischen Küstenregion heimisch. Das Vorkommen von *Desmostylus* in Florida ist fraglich.

Aus dieser Region sind im Miozän auch Seekühe (Sirenia) mit den Dugongiden (*Metaxytherium* = „*Halianassa*“) nachgewiesen. Unter ihnen sind auch die Stammformen der Stellerschen Seekuh (*Hydrodamalis* [= „*Rhytina*“] *gigas*) zu suchen, wie *Dusisiren* aus dem mittleren Miozän von Nieder-Kalifornien belegt. Reste von *Hydrodamalis* selbst sind erstmalig aus dem ältesten Pliozän von der pazifischen Küste nachgewiesen. Die Metaxytherien sind vor etwa 18 Millionen Jahren über die damalige zentralamerikanische Meeressstraße vom Atlantik her in den nördlichen Pazifik gelangt. Der Ausbreitungsweg wird durch das Vorkommen von Dugongiden im Jungtertiär Floridas und Westindiens (*Hesperosiren*, „*Felsinotherium*“ = *Metaxytherium*) bestätigt. Manatis (Trichechidae) sind von der Pazifikküste bisher nicht bekannt geworden. Robben (Pinnipedia) sind nunmehr gleichfalls aus dem Mio-Pliozän nachgewiesen. Die recht formenreich entwickelten Otarioidea erscheinen mit den Enaliarctiden (*Enaliarctos*) im Alt-Miozän (Late Arikareean) von Kalifornien. Im Mittel-Miozän sind die Desmatophociden mit *Desmatophoca* und *Allodesmus*, im Jung-Miozän die Walrosse (Odobenidae) mit den Dusignathinae (*Dusignathus*, *Imagotaria*, *Pliopedia*) in der pazifischen Küstenregion sowie die Ohrenrobben (Otariidae) mit *Pithanotaria* verbreitet. Mit *Prorosmarus* ist der älteste „echte“ Odobenide aus dem Jung-Miozän von der Atlantikküste Nordamerikas bekannt. Aus dem Jung-Pliozän von Kalifornien sind erstmalig Otariiden mit einwurzeligen Backenzähnen (*Pontolis*) nachgewiesen. Die Seehunde (Phocidae) treten erstmals im Miozän der Atlantikküste mit *Leptophoca* und (?) *Monotherium* auf. Es sind Angehörige der Monachinen, die noch in geschichtlicher Zeit vom Mittelmeer über die Karibik bis in den Pazifik verbreitet waren.

Unter den Walen (Cetacea) sind die Urwale verschwunden. Die Zahnwale sind durch Squalodontiden (*Squalodon*, *Saurocetus*), Schnabelwale (Ziphidae: *Mesoplodon*), Pottwale (Physeteridae: *Aulophyseter*, *Idiophyseter*, *Kogiopsis*, *Praekogia*, *Scaldicetus*), Delphine (Delphinidae: *Delphinodon*), Schweinswale (Phocoenidae: *Loxolithax*), Eurhinodelphiden (*Eurhinodelphis*), Acrodelphiden (*Acrodelphis*) sowie Fluss- und

Brackwasserdelphine (Platanistidae: *Allodelphis*, „*Squalodon*“ *errabundus*, *Zarhachis*; Stenidae: *Kentriodon*, *Hesperocetus*) nachgewiesen. Auch Reste von Gründelwalen (Monodontidae), die gegenwärtig nur in arktischen Gewässern vorkommen, sind bekannt geworden, doch sind sie weder artlich noch gattungsmäßig bestimmbar. Unter den Bartenwalen finden sich Cetotheriiden (*Cophocetus*, *Mixocetus*, *Tiphycetus*), Furchenwale (Balaenopteridae: *Mesoteras*, *Megaptera*, *Balaenoptera*) und im jüngsten Miozän bzw. ältesten Pliozän auch Glattwale (Balaenidae: *Balaenula*). Die angeblichen Grauwale aus dem Pliozän („*Eschrichtius*“ *davidsonii*) des Nordpazifik sind nach BARNES keine Eschrichtiiden. Diese selbst erscheinen mit *Eschrichtius* erst im Jung-Pleistozän im nördlichen Pazifik.

Die jungtertiären Wale sind vielfach generisch von den rezenten Formen verschieden. Während die Squalodontiden und Eurhinodelphiden bereits im mittleren Miozän wieder verschwunden sind, waren die Platanistiden nur im Mittel-Miozän heimisch. Die Balaenopteriden erscheinen wie die Physeteriden, Phocoeniden, Delphiniden und Monodontiden im mittleren Miozän.

Als Ganzes gesehen, bietet die jungtertiäre Säugetierfauna Nordamerikas ein in vieler Hinsicht von der heutigen Fauna abweichendes Bild, beherrschen doch noch zahlreiche, seither ausgestorbene Familien das Bild, während etliche erst im Pleistozän erscheinende Stämme fehlen.

#### 2.2.4.4. Pleistozäne Faunen

Den pleistozänen Faunen fehlen Nashörner und Chalicotherien als Unpaarhufer ebenso wie Anthracotherien, Entelodonten, Oreodonten, Merycodonten, Dromomeryciden, Proto- und Hypertraguliden als Paarhufer. Auch die Desmostylia sind ausgestorben. Dafür erscheinen Elefanten, Echthirsche (Cervinae), Hornträger (Bovidae) und Pantherkatzen (Pantherini) als Einwanderer aus Eurasien, Beutelratten (Didelphidae), Gürteltiere (Dasypodidae), Riesenfaultiere (Mylodontidae und Megatheriidae) sowie Baumstachler (Erethizontidae) und Wasserschweine (Hydrochoeridae) als Immigranten aus Südamerika (Abb. 63). Für die Graufüchse (*Urocyon*) wird die Herkunft diskutiert, doch dürften sie eher als altweltliche Einwanderer denn als neotropische Elemente anzusprechen sein. Tapire und Einhufer waren weit verbreitet, wie auch Rüsseltiere mit Mastodonten und Elefanten. Die Manatis unter den Sirenen haben nun auch die südliche Atlantikküste Nordamerikas besiedelt, während an der Pazifikküste die Dugongiden nur mehr mit den Borkentieren (*Hydrodamalis*) vertreten sind. Im Pleistozän überschreiten zeitweise auch die Neuweltaffen, Ameisenfresser und verschiedene Caviomorphen die Grenze nach Zentralamerika, ohne jedoch die nearktische Region zu erreichen.

Beuteltiere sind mit Beutelratten (*Didelphis*) seit dem Rancholabrean wieder in Nordamerika verbreitet. Es sind keine Nachkommen der im Miozän heimischen Didelphiden, sondern Einwanderer aus Südamerika. Von den Insektenfressern sind die Igel wieder verschwunden und unter den Spitzmäusen (*Sorex*, *Blarina*, *Notiosorex*, *Cryptotis*) und Maulwürfen (*Parascalops*, *Scapanus*, *Scalopus*, *Condylura*) vorwiegend rezente Gattungen verbreitet. Die Xenarthren sind nicht nur mit Gürteltieren (Dasypodidae mit *Dasypus* und Großformen wie *Pampatherium* = *Chlamytherium*) in Nordamerika heimisch, sondern auch mit Riesengürteltieren (Glyptodontidae mit *Glyptodon*, *Glyptotherium* und „*Boreostracon*“ = *Chlamydothereum*) und mit Riesenfaultieren (Megalonychidae mit *Megalonyx*, Megatheriidae mit *Eremotherium* und Mylodontidae mit *Paramylodon*). Von den letzteren waren manche (z. B. *Megalonyx*) bis nach Alaska verbreitet.

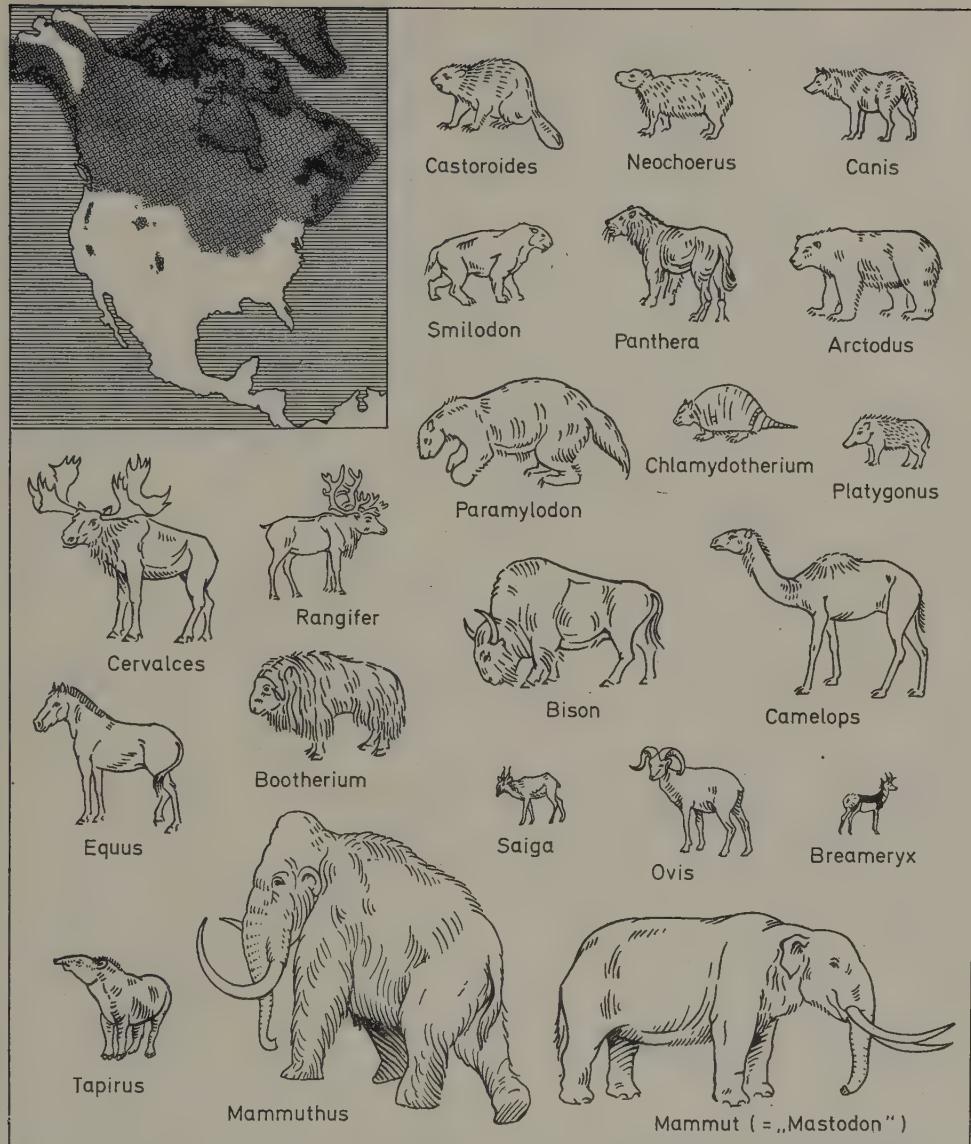


Abb. 63. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Pleistozän von Nordamerika. Elefanten (*Mammuthus*), Wildrinder (*Bison*) und Schafe (*Ovis*), Saiga-Antilopen (*Saiga*), Panthera (*Panthera*) und Säbelzahnkatzen (*Smilodon*) als altweltliche, Wasserschweine (*Neocherus*), Riesenfaultiere (*Paramylodon*) und Riesengürteltiere (*Chlamydothereum*) als neotropische Einwanderer neben Einhörnern (*Equus*), Tapiren (*Tapirus*), Mastodonten (*Mammut*), Nabelschweinen (*Platygonus*), Gabelböcken (*Breameryx*), Kamelen (*Camelops*), Cerviden (*Cervalces*, *Rangifer*), Kurzschnauzenbären (*Arctodus*), Wölfen (*Canis*) und Großbibern (*Castoroides*). Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert. Punktstraster = maximale Vereisung.

Unter den Nagetieren sind Angehörige ausgestorbener Familien verschwunden. Meist sind es Arten rezenter Gattungen. Tiergeographisch interessant ist das Vorkommen von Wasserschweinen (Hydrochoeriden mit *Hydrochoerus* und *Neochoerus*) und von Baumstachlern (*Erethizon*) auch im südöstlichen Nordamerika (z. B. Florida). Es sind Einwanderer aus Südamerika, von denen erstere nur vorübergehend in der nearktischen Region heimisch waren. Zeitweise waren auch „nordische“ Elemente, wie Lemminge (*Lemmus*, *Dicrostonyx*), Lemmingmäuse (*Synaptomys*), Fichtenmäuse (*Phenacomys*), die Gelbwangenmaus (*Microtus xanthognathus*) und das kleine Streifenhörnchen (*Eutamias minimus*) vor allem im Osten viel weiter südlich bzw. südostlich verbreitet als gegenwärtig bzw. die Florida-Wasserratten (*Neofiber*) auch in Texas und in den Appalachen verbreitet. Unter den Bibern (Castoridae) sind mit *Castoroides* neben dem eigentlichen Biber (*Castor*) richtige Riesenformen nachgewiesen. Die Stummelschwanzhörnchen sind mit *Aplodontia* bereits weitgehend auf ihr derzeitiges Areal beschränkt. Unter den Hörnchen (Sciuridae) treten erstmalig auch Präriehunde (*Cynomys*) und Flughörnchen (*Glaucomys*) auf. Mit *Sciurus*, *Tamasciurus*, *Marmota*, *Citellus* und *Tamias* sind die übrigen eiszeitlichen Sciuriden genannt. Taschenratten und -mäuse sind mit rezenten Gattungen (*Geomys*, *Thomomys* und *Crateogeomys*; *Perognathus*, *Dipodomys* und *Liomys*) vertreten, was auch für die Neuweltmäuse (Hesperomyini mit *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Onchomys* gilt, aus denen die heutigen Hesperomyinen hervorgegangen sind. *Eligmodontia*, heute auf Südamerika beschränkt, war im Pleistozän in Nordamerika heimisch. Die Formenfülle der Wühlmäuse (Arvicoliden), von denen etliche bereits oben erwähnt wurden, erreicht — ähnlich wie in der Alten Welt — ihren Höhepunkt. Sie waren mit primitiven Wühlmäusen (*Allophaiomys*), mit Rötel- (*Clethrionomys*), Kleinwühl- (*Pityomys*), Fichten- (*Phenacomys*) und Feldmäusen sowie Bisamratten (*Ondatra*) häufig und verbreitet. Auch Hüpfmäuse (Zapodidae mit *Zapus* und *Napaeozapus*) fehlen nicht.

Unter den Raubtieren waren außer einigen ausgestorbenen (Unter-)Gattungen auch etliche neotropische Elemente in Nordamerika heimisch, wie *Brachyprotoma* und *Osmotherium* als Stinktiere, *Canis* (*Aenocyon*) als Wildhund bzw. *Arctodus* (= „*Arctotherium*“) und *Tremarctos* als Bären. Letztere sind Angehörige der Kurzschnauzenbären (Tremartinae), die gegenwärtig nur mehr mit dem Brillenbären (*Tremarctos ornatus*) in den Anden vorkommen. Mit *Tremarctos floridanus* war diese Gattung noch mit einer großen Art im Jung-Pleistozän des südöstlichen Nordamerika heimisch. Auch *Grison* als Mustelide ist heute auf die neotropische Region beschränkt; „*Trigonictis*“ (= *Pannonictis*) ist ein weiterer, aus dem Pleistozän (Blancan) bekannter Grisonine. Sonstige Marderartige sind durch echte Marder (*Martes*), Wiesel (*Mustela*), Dachse (*Taxidea*), Fischotter (*Lutra*) und Stinktiere (*Mephitis*, *Conepatus*, *Spilogale*) vertreten. Die echten Bären (Ursinae) sind im Altquartär mit den Schwarzbären (Subgenus *Euarctos*), später auch mit den Braunbären (Subgenus *Ursus*) heimisch. Sie sind Einwanderer aus Asien. Die Grizzlys (*Ursus arctos horribilis*), die gegenwärtig auf den Nordwesten Nordamerikas bzw. die Rocky Mountains beschränkt sind, waren im Jung-Pleistozän noch weit bis in den Osten des Kontinentes verbreitet. Die Angehörigen der Waschbären (Procyonidae mit *Procyon* und *Bassariscus*), Hundeartigen (Canidae mit *Urocyon*, *Cuon*, *Canis* und *Vulpes*), Hyänen (*Chasmaporthetes* im Ältestquartär) und der Katzenartigen (Felidae) setzen sich aus Nachkommen bodenständiger und eingewandter Gruppen zusammen. Tiergeographisch ist das Vorkommen von Löwen (*Panthera leo atrox*) als Angehörigem der *P. leo spelaea*-Gruppe im Jung-Pleistozän Nordamerikas bemerkenswert. Meist als großwüchsiger Jaguar angesehen, haben eingehende Vergleiche mit den eiszeitlichen Großkatzen der Alten Welt durch HEMMER gezeigt, daß *Panthera atrox* ein Angehöriger des

*P. spelaea*-Formenkreises ist, der spätestens im Jung-Pleistozän über die Beringbrücke nach Nordamerika gelangte und sich dort südlich bis Kalifornien (? Mexiko) ausgebreitet hat. Weitere Großkatzen sind Jaguare (*Panthera onca*) sowie Säbelzahnkatzen (*Smilodon*, *Homotherium*, *Dinobastis*). *Panthera onca* war im Jung-Pleistozän noch in Florida heimisch. Die Säbelzahnkatzen sterben erst im frühen Holozän aus. Luchse (*Lynx*) und Pumas (*Felis [Puma]*) waren neben gepardähnlichen Formen (*Felis trumani*) gleichfalls im Pleistozän verbreitet.

Die Hasenartigen (Lagomorpha) sind zwar mit den rezenten Gattungen (*Lepus*, *Sylvilagus* und *Ochotona*) nachgewiesen, indem *Hypolagus* durch *Lepus* ersetzt wurde, doch war das Verbreitungsbild wesentlich verschieden. So waren Pfeifhasen (*Ochotona*) im Jung-Pleistozän auch im Osten (Appalachen) sowie einzelne Hasenarten, wie etwa *Lepus alleni*, im Pleistozän auch in Florida heimisch.

Demgegenüber waren unter den Paarhufern noch etliche heute in Nordamerika längst verschwundene Stämme, wie etwa die Kamele mit *Camelops* und *Titanotylopus* sowie die Lamas mit „*Tanupolama*“ (= *Hemiauchenia*) und *Palaeolama* heimisch. Letztere, im südöstlichen Nordamerika verbreitet, sind die Vorläufer der heutigen Lamas in Südamerika. Auch unter den Nabelschweinen waren mit *Mylohyus* und *Platygonus* neben *Tayassu* ausgestorbene Gattungen vertreten. Es waren hochspezialisierte Steppenbewohner, von denen einzelne Arten als Kaltformen anzusprechen sind. Auch die Hirsche, Gabelböcke und die Hornträger waren mit ausgestorbenen und rezenten Gattungen vertreten. Wedelhirsche (*Odocoileus*), Elche (*Cervalces* und *Alces*), Rentiere (*Rangifer*) und die im jüngeren Pleistozän erscheinenden Wapitis (*Cervus elaphus*-Gruppe) sowie Großhirsche (*Sangamona*) waren verbreitet. Rentiere waren im Wisconsin viel weiter südlich heimisch als gegenwärtig und erreichten im östlichen Nordamerika (Tennessee) den 36,5 Breitengrad. Die Gabelböcke sind noch durch mehrere Gattungen (*Capromeryx*, *Tetrameryx*, *Antilocapra*) nachgewiesen. Unter den Hornträgern (Bovidae) überwiegen die ausgestorbenen Genera. Wald- (*Euceratherium*, *Preptoceras*) und Moschusochsen (*Bootherium* = *Symbos*, *Ovibos*) waren ebenso vertreten wie Wildrinder (*Bison*, *Bos* [„*Poëphagus*“]), Wildschafe (*Ovis*) und Schneeziegen (*Oreamnos*). Meschusochsen (*Ovibos*) kamen im Jung-Pleistozän viel weiter südlich vor, Schneeziegen waren im Irvingtonian, ähnlich den Gemsen im Jung-Pleistozän Europas, bis weit ins Vorland verbreitet und lebten in großer Entfernung von den nächsten Gebirgen. Unter den Bisons traten riesenhörnige Steppenformen im mittleren Pleistozän (*Bison latifrons*, *B. alleni*) auf. Auch die jungpleistozäne Art *B. occidentalis* war eine großhörnige und weit verbreitete Form. Sie verschwinden mit dem Ende der Eiszeit. *Bison bison* ist ein junger Einwanderer aus Eurasien. Der Yak (*Bos* [„*Poëphagus*“] *bunnelli*) hat im Jung-Pleistozän als Immigrant aus Asien vorübergehend den Nordwesten (Alaska) besiedelt.

Tapire und Einhufer waren gleichfalls Charakterformen des nordamerikanischen Pleistozäns. Während die Tapire mit *Tapirus* vornehmlich auf die südliche Hälfte des Kontinentes beschränkt waren, sind die Einhufer (Equidae) mit zahlreichen Arten von Alaska bis Mittelamerika verbreitet gewesen. Sie starben erst im frühen Holozän aus, ähnlich den Kamelen, Riesenfaultieren (*Megalonyx*), Mastodonten (*Mammut*) und Säbelzahnkatzen (*Smilodon*). Außer dem ältesteiszeitlichen *Plesippus* lassen sich sämtliche Arten auf die Gattung *Equus* beziehen. Dennoch ist die Frage, ob Pferdesel (Subgenus „*Hemionus*“) und echte Wildesel (Subgenus *Asinus*) auch in Nordamerika heimisch waren, nicht endgültig entschieden. Es waren schlankbeinige und kleinzähnige Einhufer (z. B. *Equus conversidens*), die zweifellos die Rolle der altweltlichen Pferde- und Wildesel übernommen hatten und von manchen US-Paläontologen auch direkt als „asses“ bezeichnet werden.

Die Rüsseltiere sind durch Mastodonten (*Mammut* = „*Zygolophodon*“, *Rhyncotherium* und *Stegomastodon*) und Elefanten (*Archidiskodon* und *Mammuthus*) vertreten. Sie verschwinden erst am Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän. Die Elefanten sind nur durch die im Altquartär eingewanderten Mammute bekannt, die über den ganzen Kontinent verbreitet waren.

Von den Seekühen (Dugongiden) waren die Borktentiere (*Hydrodamalis*) an der Pazifikküste südlich bis Kalifornien heimisch, während die Manatis (Trichechiden) auf die südliche Atlantikküste beschränkt waren.

Die Robben sind durch Walrosse (*Odobenus* und *Trichecodon*) und Seehunde (Phociden) von der atlantischen Küste, durch Ohrenrobben (*Zalophus* und *Eumetopias*) von der pazifischen Küste bekannt geworden.

Die Wale sind durchwegs durch rezente Gattungen vertreten. Die Grauwale (*Eschrichtius*) erscheinen erst im Jung-Pleistozän im nördlichen Pazifik.

Die Zusammensetzung der pleistozänen Säugetierfaunen weicht von der gegenwärtigen vor allem durch das Vorkommen von Rüsseltieren, Riesenfaultieren und Riesengürteltieren, Kamelen und Einhufern, Säbelzahnkatzen, Kurzschnauzenbären und Wasserschweinen ab. Dadurch war das Faunenbild auch noch im Jung-Pleistozän bedeutend vom heutigen verschieden, ganz abgesehen von den Arealverschiebungen gegenüber heute. So war Alaska im Jung-Pleistozän ein Teil der sibirischen Faunenprovinz, und die südöstlichen USA hatten zeitweise ein ziemlich neotropisches Gepräge.

## 2.2.5. Eurasien

Die Fossilgeschichte der eurasiatischen Säugetierfaunen ist für das Tertiär und Pleistozän Europas und für Teile Ost- und Südasiens leidlich bekannt. Demgegenüber ist die Fossildokumentation im Mesozoikum noch außerordentlich dürftig. Dennoch zählen mesozoische Säugetierreste aus Asien und Europa zu den geologisch ältesten Vorkommen. Immerhin konnte dank intensiver und systematischer Suche nach mesozoischen Säugetierresten in den Jahren seit dem zweiten Weltkrieg unsere Kenntnis beträchtlich erweitert werden, so daß gegenwärtig auch gewisse Aussagen über die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb mesozoischer Säugetiere Asiens und ihre Beziehungen zu außerasiatischen Formen möglich sind.

### 2.2.5.1. Mesozoische Faunen

Wurden ursprünglich die Tritylodontia aus dem Rhät und Lias als geologisch älteste Säugetiere klassifiziert, so haben vollständigere Funde aus England (Süd-Wales) und China (Yunnan) gezeigt, daß die Tritylodontier (z. B. *Tritylodon*, *Oligokyphus*, *Bienotherium*) keine Säugetiere, sondern hochspezialisierte pflanzenfressende Reptilien (Therapsida) waren. Sie waren vermutlich warmblütig und behaart, erreichten aber weder im Bau des Unterkiefers noch des Mittelohres das Evolutionsniveau der Säugetiere.

Die geologisch ältesten Säugetierreste liegen aus der Ober-Trias (Rhät) von Europa (Schweiz [Hallau] und England [Holwell]) und Asien (Lufeng beds von Yunnan, China) vor. Es sind Angehörige der Morganucodonten<sup>1)</sup> (Morganucodontidae: *Mor-*

<sup>1)</sup> Die taxonomische Beurteilung der Morganucodonten erfolgt nicht ganz einheitlich. Manche Autoren klassifizieren sie als Triconodonten, andere Autoren bringen sie zutreffenderweise mit den Docodonten in Zusammenhang, die verschiedentlich nur als Untergruppe der Triconodonten klassifiziert werden, weshalb die eigentlichen Triconodonten (der Jura- und Kreidezeit) als Eutrichodonten bezeichnet werden.

*ganucodon* = ? *Eozostrodon* und *Sinoconodontidae: Sinoconodon*), wie sie in verwandten Formen aus Südafrika bekannt wurden (s. S. 134). Es sind durchwegs mausgroße Arten, die neben dem primären oder Quadrato-Articulargelenk auch ein sekundäres oder Squamoso-Dentalgelenk ausgebildet hatten. Das Gebiß ist heterodont und zeigt die Differenzierung in Incisiven, Caninen, Prämolenaren und Molaren mit der mandibularen Zahnformel von 4 (?) 1 5 4. Es sind Angehörige der Prototheria (i. w. S.).

Die Zugehörigkeit der bisher nur durch isolierte Zähne dokumentierten Haramiyiden (*Haramiyia* = „*Microcleptes*“ = „*Microlestes*“) des Rhät und Lias zu den Säugetieren ist nicht gesichert. Bisher ist jedenfalls kein sicherer Nachweis von Multituberculaten in der Ober-Trias erfolgt.

Die ältesten Theria erscheinen mit den Symmetrodonta (*Kuehneotheriidae: Kuehneotherium praecursoris*) im ältesten Lias (Hettangium) von England. Es sind Zeitgenossen von Morganucodonten, Haramiyiden und Tritylodonten.

Die nächst jüngeren Säugetierreste stammen aus dem Mittel-Jura (Bathonien) von Stonefield (England) bzw. dem Ober-Jura (Purbeck-Schichten in England und Guimarota in Portugal). Es sind im Dogger nunmehr Triconodonten, Docodonta, Symmetrodonta und Pantotheria nachgewiesen, zu denen im Malm auch „echte“ Multituberculaten kommen. Weitere Säugetierfunde und -faunen sind aus der Unterkreide (Wealden, Apt-Alb) und der Ober-Kreide bekannt geworden. Hier haben die Grabungen in der Mongolei in den letzten Jahren unsere Kenntnis der Kreidesäugertiere wesentlich erweitert.

Bei den Triconodonten des Jura (*Amphilestes*, *Triconodon* und *Phascolotherium* im mittleren Jura, *Trioracodon* im Ober-Jura) sind das Quadratum und das Articulare nicht an der Bildung des Kiefergelenkes beteiligt. Die mandibulare Gebißformel dieser Säugetiere lautet 4 1 4 5. Die Höcker der dreihöckrigen Molaren sind in einer Längsreihe angeordnet. Mit *Gobiconodon* verschwinden die Triconodonten in der Unterkreide. Bei den Docodonten (*Borealestes* im mittleren, *Peraicynodon* im oberen Jura) hingegen bleibt das Doppelgelenk erhalten, auch wenn die Molaren die gleiche Funktion wie der tribosphenische Zahn bei den Theria ausübt. Das Coronoid des Unterkiefers ist — ähnlich wie bei manchen Therapsiden — als rudimentäres und funktionsloses Element an der Innenseite erhalten geblieben. Die mandibulare Zahnformel lautet 4 1 5 7.

Unter den Multituberculaten, die erstmalig sicher im Ober-Jura (Kimmeridge) nachgewiesen sind, lassen sich mehrere Stammlinien unterscheiden. Das stark heterodonten Gebiß ist durch die vielhöckrigen Molaren, ein vergrößertes Schneidezahnpaar und die speziell bei den Plagiaulacoidea (z. B. *Paulchoffatia*, *Guimaratodon*, *Plagiaulax* im Jura) zu Kammzähnen umgestalteten letzten Prämolenaren charakterisiert. In der Kreidezeit erscheinen als Angehörige der modernen Multituberculaten die Ptilodontoidea (Neoplagiaulacidae: *Gobibaatar*) und die Taeniolabidoidea (Eucosmodontidae: *Bulganbaatar*, *Nemegtbaatar*, *Kryptobaatar*; Taeniolabididae: „*Djadochtatherium*“, *Kamptobaatar*; Sloanbaataridae: *Sloanbaatar* und Chulsanbaataridae: *Chulsanbaatar*). Manche der asiatischen Gattungen sind die Stammformen nordamerikanischer Genera, wobei nach KIELAN-JAWOROWSKA präcampanische (*Gobibaatar* → *Cimexomys*) und mittel- bzw. postcampanische Wanderungen (*Nemegtbaatar* → *Eucosmodon*, „*Djadochtatherium*“ → *Catopsalis*) zu unterscheiden sind. Da keine Migration in entgegengesetzter Richtung nachgewiesen ist (auch nicht bei den übrigen Säugetieren), erscheint eine nur einseitig überwindbare „sweepstakes route“ (z. B. Inselbrücken und Meeresstraßen mit entsprechenden Strömungen) am wahrscheinlichsten. Bemerkenswert ist, daß die Beuteltiere Asien damals nicht erreicht haben. Von den Djadocha-Multituberculaten der Mongolei (*Kryptobaatar*) konnte

KIELAN-JAWOROWSKA zwar Beutelknochen nachweisen, doch ist dies ein symplexiomorphes, d. h. gemeinsames Primitivmerkmal, das nicht für die Zuordnung zu Beuteltieren geeignet ist.

Die Symmetrodonta sind durch Spalacotheriidae mit *Spalacotherium* und *Peralestes* im Malm, *Gobion* und *Manchurodon* in der Unter-Kreide, die Pantothenia durch Amphitheriidae mit *Amphitherium* und *Peramus* sowie Dryolestidae mit *Peramus* und *Phascolestes* im Malm vertreten. Bei den Dryolestiden sind Milchzähne nachgewiesen, die zeigen, daß der Zahnwechsel wie bei den Placentalia erfolgte und nicht wie bei den Beuteltieren. Ein in jüngster Zeit durch HENKEL & KREBS entdecktes Skelett eines Pantotheriers aus dem Ober-Jura (Kimmeridge) von Portugal zeigt, daß Beutelknochen und ein langer Schwanz mit flexibler Wurzel vorhanden waren, wie sie nur von arboricolen Formen bekannt sind. Damit scheint die Ansicht von der nächtlichen und bodenbewohnenden Lebensweise der Pantotheria zumindest teilweise widerlegt.

Die Pantotheria gelten als Vorläufer der Theria (Beutel- und Placentatiere). Diese selbst sind mit den Eutheria durch *Endotherium* aus der Mandschurei und in jüngster Zeit auch durch *Prozalambdalestes* und *Prokennalestes* aus der Unter-Kreide (Apt/Alb) der Mongolei (Khoboor-Fauna) bekannt geworden. Wenn auch die ausführliche Beschreibung der Säugetiere der Khoboor-Fauna noch aussteht, so scheint es sich nach BELIAJEVA, TROFIMOV & RESHETOV doch um Vorläufer der Ober-Kreide-Gattungen *Zalambdalestes* und *Kennalestes* zu handeln. Mit dem Nachweis echter Eutheria in der Unter-Kreide wäre die bisher immer wieder bezweifelte altersmäßige Einstufung von *Endotherium* in das Wealden gestützt, zugleich aber auch die Aufspaltung der Meta- und Eutheria zumindest für die frühe Unter-Kreidezeit anzunehmen.

Aus der Ober-Kreide der Mongolei sind in den letzten Jahren zahlreiche Eutheria beschrieben worden, die mehreren Familien angehören. Waren *Deltatheridium* und *Deltatheroides* als Deltatheridiiden sowie *Zalambdalestes* und *Barunlestes* als Zalambdalestiden meist schon seit Jahrzehnten bekannt, so sind nunmehr auch die Palaeoryctiden mit *Asioryctes* und die (?) Leptictiden mit *Kennalestes* nachgewiesen. *Kennalestes* dürfte der Stammform von *Gypsonictops* aus Nordamerika nahestehen. Mit *Asioryctes* ist der bisher älteste Palaeoryctide bekannt, wodurch deren Entstehung in Asien wahrscheinlich gemacht wird. Vermutlich besaßen diese Ober-Kreide-Eutheria auch Beutelknochen, wie Ansatzstellen am Pubis annehmen lassen. Diese Ober-Kreide-Säugetiere dokumentieren jedenfalls die bereits damals erfolgte erste Radiation der Eutheria. Die Zugehörigkeit von *Deltatheridium* zu den Beuteltieren ist in jüngster Zeit wegen der Zahnformel (mindestens vier Oberkieferincisiven, sieben Postcaninen, davon vier molariform) diskutiert worden. Weder der Besitz von Beutelknochen noch die Gebißformel reichen jedoch zu einer derartigen Aussage aus. Es sind gemeinsame Primitivmerkmale, wie dies auch für andere Details (Unterkieferwinkel, Gehirnstruktur) zutrifft. Leider genügt die bisherige Fossildokumentation noch nicht zu einer endgültigen Aussage über den Ort der Entstehung von Meta- und Eutheria. Auch die Vorstellungen über die stammesgeschichtlichen Beziehungen sind nicht einheitlich, indem einerseits die Deltatheridiiden entweder mit Beuteltieren oder mit *Pappotherium* aus der Unter-Kreide von Nordamerika in Beziehung gebracht werden, andererseits für *Zalambdalestes* entweder Affinitäten zu den Lagomorphen oder — wegen des postcranialen Skelettes — zu den Macroscelidea angenommen werden.

### 2.2.5.2. Alttertiäre Faunen

Alttertiäre Faunen sind aus Europa, aus Zentral-, Ost- und Südasien beschrieben worden (Abb. 64). Die Kenntnis speziell der ältesttertiären Säugetierfaunen ist noch sehr lückenhaft. Paleozäne Faunen stammen aus West- und Mitteleuropa (Cernay,

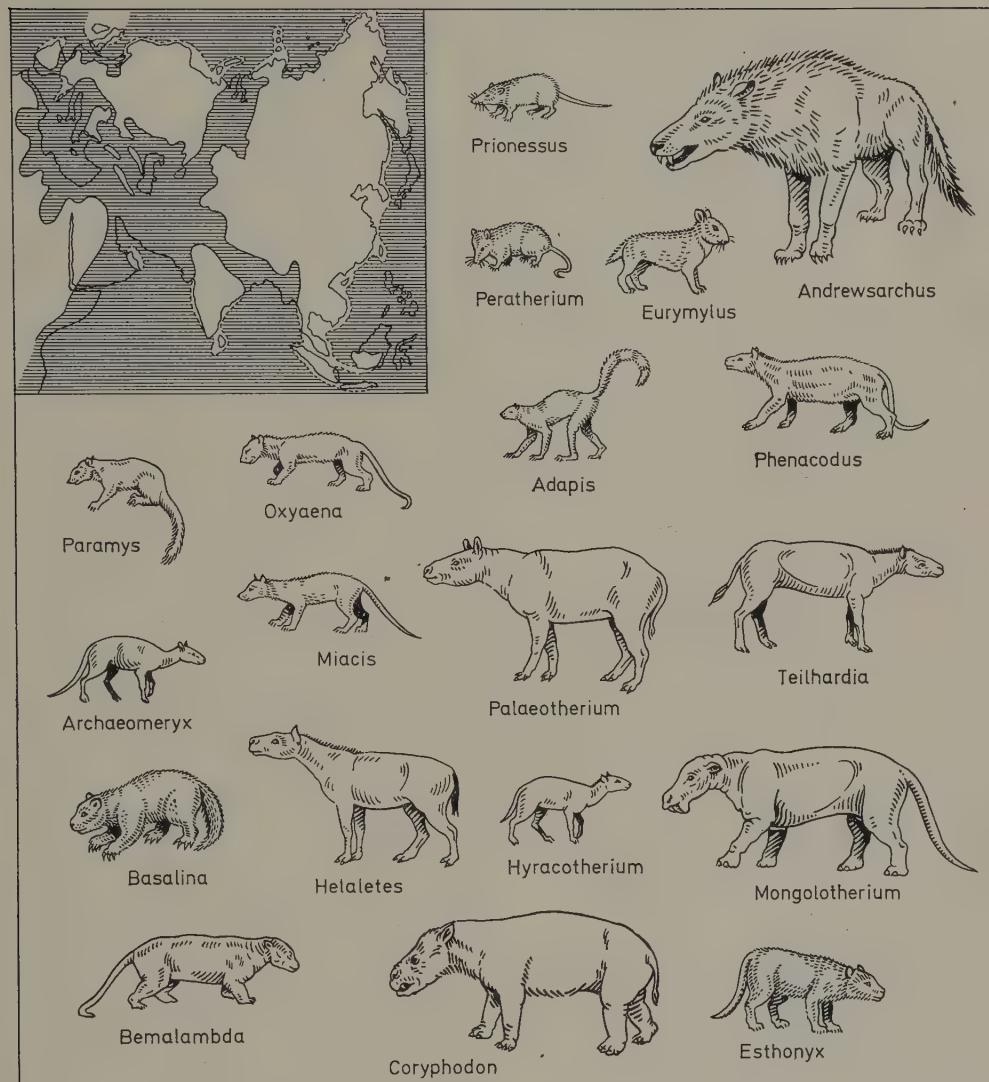


Abb. 64. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Paleozän und Eozän von Eurasien. Obikmeer und Turgaistraße trennen Europa von Asien. Indien durch die Tethys vom übrigen Asien getrennt. Neben völlig ausgestorbenen Stämmen, wie Multituberculates (*Prionessus*), Anagaliden (*Eurymylus*), Condylarthen (*Andrewsarchus*, *Phenacodus*), Taeniodonten (*Basalina*), Pantodonten (*Bemalambda*, *Coryphodon*), Dinoceraten (*Mongolotherium*), Tillodonten (*Esthonyx*) und Hyaenodonten (*Oxyaena*) sind Beuteltiere (*Peratherium*) in Europa, ferner Primaten (*Adapis*), Nage- (*Paramys*) und Raubtiere (*Miacis*) sowie primitive Paar- (*Archaeomeryx*) und Unpaarhufer (*Hyracotherium*, *Palaeotherium*, *Teihardia*, *Helaletes*) verbreitet. Figuren nur annähernd maßstäblich verkleinert.

Walbeck), der Mongolei (Gashato) und China (Shanghu- [= Lofochai-], Xingjiang-Fauna und Nomogen-Formation). Die genaue Alterseinstufung ist schwierig, doch entsprechen die europäischen und die mongolischen Faunen dem jüngeren Paleozän. Die Shanghu-Fauna ist zweifellos älter. Sie lässt sich nur nach dem Evolutionsniveau der einzelnen Arten in das mittlere oder (?) ältere Paleozän einstufen. Die Shanghu-Fauna enthält Angehörige der Anagalida (*Liunania*), Tillodontia (Esthonychidae: *Lofochaisius*), Carnivora (Miacidae: *Pappictidops*), Condylarthra (Mesonychidae: *Dissacus*, *Dissacuseum*, *Hukoutherium*; Hyopsodontidae: *Yuodon*, *Palasiodon*; Pteriptychidae: *Ectoconus* und (?) Phenacodontidae indet.) und Pantodonta (Bemalambdidae: *Bemalambda*). Letztere dominieren und sind etwas primitiver als *Pantolambda* aus dem nordamerikanischen Torrejonian. Auch *Lofochaisius* ist ein altertümlicher Angehöriger der Tillodontier. Reste von Insektenfressern, Primaten, Multituberculaten und Dinoceraten fehlen.

Die Jung-Paleozänfauna der Mongolei zeigt mit Multituberculaten (Cimolomyidae: *Sphenopsalis*; Taeniolabididae: *Prionessus*), Insectivoren (Adapisoricidae: *Opisthopsalis*), Condylarthren (*Phenacolophus*, *Dissacus* und (?) *Palaeostylops*), Amblypoden (Coryphodontidae: *Procyphodon*; Prodinoceratidae: *Prodinoceras*) und den Anagaliden (*Pseudictops*) Affinitäten zu nordamerikanischen und anderen asiatischen Faunen. Die Anagaliden bilden die einzige bodenständige Säugetiergruppe.

Die Zusammensetzung der europäischen Paleozänfaunen ist den nordamerikanischen sehr ähnlich, was durch die damalige paläogeographische Situation verständlich wird. Es sind Angehörige der Multituberculaten, Marsupalia, Insectivora, Primates, Rodentia und Condylarthra nachgewiesen. Vertreter der Artiodactyla und Perissodactyla fehlen ebenso wie solche der Carnivora. Die Multituberculaten sind durch Ptildontiden (*Neoplagiaulax*, *Liotomus*), die Beuteltiere durch Didelphiden, die Insektenfresser durch Leptictiden (*Adunator*, *Diaphydectes*), Adapisoriciden (*Adapisorex*), Pantolestiden (*Pagonomus*, *Propalaeosinopa*), Mixodectiden (*Remiculus*) und Palaeoryctiden (*Aboletylestes*), die Primaten durch Plesiadapiden (*Plesiadapis*, *Chiromyoides*) und Anaptomorphiden (*Berruvius*), die Nagetiere durch die Paramyiden (*Paramys*) sowie die Condylarthren durch die Arctocyoniden (*Arctocyon*, *Menoclaenodon*), Mesonychiden (*Dissacus*), Hyopsodontiden (*Tricuspidon*, *Louisiana*) und die Meniscotheriiden (*Pleuraspidothereum*, *Orthaspidothereum*) vertreten. Angehörige sämtlicher Familien sind auch in Nordamerika heimisch. Allerdings ist die Kenntnis der eurasiatischen Paleozänfaunen noch sehr lückenhaft und für biogeographische Aussagen nur bedingt verwertbar.

Mit dem Eozän beginnen die Quellen der Überlieferung, besonders in Europa, reichlich zu fließen. Alt-, mittel- und jungeozäne Faunen aus West- und Mitteleuropa geben Einblick in ihre Zusammensetzung und zugleich wertvolle Hinweise in biogeographischer Hinsicht. Erstmals sind im Alteozän nun auch Unpaarhufer und Paarhufer, Dermoptera, Fledertiere, Tillodontier, Raubtiere und Wale nachgewiesen. Sie zeigen, zusammen mit den Beuteltieren, Insektenfressern, Primaten, Nagetieren, Hyaenodonten, Multituberculaten, Condylarthren und Amblypoden eine weitgehende Übereinstimmung mit den Faunen des Wasatchian Nordamerikas, die meist das Gattungsniveau, vereinzelt jedoch auch Arten betrifft. Dies bestätigt den noch im Alt-Eozän möglichen direkten Faunenaustausch zwischen Europa und Nordamerika. Erst mit dem Mittel-Eozän macht sich die jeweils eigenständige Entwicklung der Landsäugetierfaunen bemerkbar, die zu einem starken Endemismus im Mittel- und Jung-Eozän Europas führt. Erst im Alt-Oligozän wird der endemische Faunencharakter durch Immigration von Säugetieren aus Asien beendet.

Die Eozänfauna Europas setzt sich aus folgenden Einheiten zusammen. Die Beuteltiere sind durch Beutelratten (Didelphidae: *Peratherium*), die Insektenfresser neben

Angehörigen völlig ausgestorbener Familien (Leptictidae: *Leptictidium*, *Pseudorhynchocyon*; Pantolestidae: *Palaeosinopa*, *Opsiclaenodon*; Apatemyidae: *Eochiromys*, *Heterohyus*; Mixodectidae: *Remiculus*; Adapisoricidae: *Messelina*, *Amphilemur* und Nyctitheriidae: *Scraeva*, *Saturninia*) nunmehr auch durch Igelartige (Erinaceidae: *Neurogymnurus*) und Maulwürfe (Talpidae: *Eotalpa*) vertreten. Spitzmäuse treten erst im Oligozän auf. Unter den Fledertieren (Chiroptera), die erstmalig im Alt-Eozän mit Formen auftreten, die *Icaronycteris* aus Nordamerika nahestehen, sind im mittleren und jüngeren Eozän neben Angehörigen der ausgestorbenen Archaeonycteriden (*Archaeonycteris*) und der Palaeochiropterygiden (*Palaeochiropteryx*) auch Vertreter der gegenwärtig paläotropisch verbreiteten Kerivouliden mit *Stehlinia* (= „*Nycterobius*“, „*Paleonycteris*“ und „*Revilliodia*“) nachgewiesen. Der Plagiomenide *Placentidens* aus dem Alt-Eozän wird meist als Vertreter der heute südostasiatischen Riesengleiter (Dermoptera) angesehen. Die Primaten sind durchwegs durch Halbaffen nachgewiesen. Es sind einerseits Angehörige der Plesiadapiformes (Plesiadapididae: *Plesiadapis*, *Platychoerops*), andererseits Altlemuren (Adapidae: *Adapis*, *Protoadapis*, *Caenopithecus*) und Formen aus der Verwandtschaft der gegenwärtig in Südostasien heimischen Koboldmakis (Tarsiidae: *Necrolemur*, *Microchoerus*, *Pseudoloris*; Omomyidae: *Cantius*, *Teilhardina*). Seit kurzem sind auch Schuppentiere (Pholidota mit *Eomanis*) aus dem mittleren Eozän bekannt. Die Raubtiere sind mit den Miaciden (*Viverravus*, *Miacis*, *Quercygale*) sowie mit Amphicyoniden (*Simamphicyon*), „Feliden“ (*Aelurogale*) und „Viverriden“ (*Stenoplesictis*, *Palaeoprionodon*) vertreten. Marder, Hunde, Hyänen, Waschbären, Katzenbären und „echte“ Bären sind aus dem europäischen Eozän unbekannt. Sie erscheinen erst im Oligozän bzw. Miozän. Allerdings besteht über die systematische Zuordnung einzelner Fossilformen wegen ihrer Merkmalskombination keine Einhelligkeit. Die Raubtiere treten jedoch noch gegenüber den Hyaenodonten zurück, die nunmehr durch Hyaenodontiden (*Prototomus*, *Proviverra*, *Prodissopsalis*) und Oxyaeniden (*Oxyaena*, *Palaeonictis*) vertreten waren.

Die Nagetiere (Rodentia) sind im Eozän Europas durch Angehörige der Protragomorpha (Paramyidae: *Paramys*, *Ailuravus*, *Gliaravus*; Sciuravidae: *Sciuravus*) und durch die Theridomorpha (Theridomyidae: *Isoptychus*, *Sciuroides*) nachgewiesen.

Innerhalb der Huftiere dominieren die Nichtwiederkäuer als Paarhufer und die Unpaarzeher mit tapir- und pferdeartigen Formen, zu denen im Jung-Eozän als Einwanderer auch die ersten Nashörner (Rhinocerotidae: *Prohyracodon*) und vereinzelt Titanotherier (Brontotheriidae: *Brachydiaestatherium*) kommen. Die Tapiroidea sind mit den Lophiodontiden (*Lophiodon*), die Equoidea mit Equiden (*Hyracotherium*, *Pachynolophus*, *Lophiotherium*) und Palaeotheriidien (*Plagiolophus*, *Palaeotherium*) artenreich nachgewiesen. Sie bestätigen die divergente Entwicklung der europäischen und nordamerikanischen Landsäugetierfaunen, die im Mittel-Eozän einsetzt.

Unter den Paarhufern macht sich eine ähnliche Divergenz bemerkbar. Es sind durchwegs Nichtwiederkäuer, die mit zahlreichen Angehörigen ausgestorbener Familien, wie Dichobuniden (*Protodichobune*), Diacodectiden (*Aksyiria*), Cebocoeriden (*Cebocoerus*, *Choeromorus*, *Moiachoerus*), Xiphodontiden (*Xiphodon*, *Dichodon*), Anthracotheriiden (*Haplobunodon*, *Rhagatherium*), Anoplotheriiden (*Anoplotherium*), Amphimeryciden (*Pseudamphimeryx*), Geloiden (*Lophiomeryx*) und Caenotheriiden (*Oxacron*) vertreten waren. Manche von ihnen sind Einwanderer aus Asien, wie etwa die Anoplotherien und die Caenotherien. Die aus dem Eozän Nordamerikas bekannten Oreodonten, Tragulina (Hypertragulidae) und die Cameliden fehlen in Europa.

Die Urhuftiere (Condylarthra) sind durch Mesonychiden (*Dissacus*, *Pachyaena*) und die Phenacodontiden (*Phenacodus*, *Almogaver*) vertreten. Sie verschwinden noch während des Eozäns. Von den Walen sind aus dem europäischen Eozän bisher

nur Urwale (Archaeoceti) mit den Protocetiden (*Anglocetus*) und Dorudontiden (*Zygorhiza*) nachgewiesen worden. Von den Sirenen sind gleichfalls nur primitive Angehörige (*Sirenavus*) bekannt, wie sie in ähnlichen Formen für das Eozän von Jamaika charakteristisch sind.

Die asiatische Eozänaufauna nimmt durch das Vorkommen verschiedener aus Europa unbekannter „nordamerikanischer“ Säugergruppen eine gewisse Mittelstellung ein. Dazu gehören die Taeniodonten mit *Basalina*, die bereits im Paleozän heimischen Dinoceraten mit *Mongolotherium*, *Prodinoceras* und *Gobiatherium*, ferner die Unpaarhufer mit den Isectolophiden (?*Homogalax*), Helaletiden (*Helaletes* = „*Veragromovia*“, *Colodon*, *Hydrachys*), Hyracodontiden (*Ardynia*) und den Amynodontiden (*Procadurcodon*, *Amynodon*) sowie die Paarhufer mit den Hypertraguliden (*Archaeomeryx*). Sie dokumentieren den Faunenaustausch über die damalige landfeste Beringbrücke. Primitive Raubtiere (Miacidae: *Miacis*, *Xinyuictis*), Hyaenodonten (Hyaenodontiden: *Pterodon*, *Propterodon*, *Paratritemnodon*; Didymoconidae: *Mongoloryctes*) und Urhuftiere (Mesonychiden) mit Großformen (*Andrewsarchus*) sowie weitere Unpaarhufer mit den Brontoheriiden (*Protitan*, *Gnathotitan*, *Rhinotitan*, *Protembolotherium*), Indricotheriiden (*Forstercooperia* = „*Pappaceras*“), Lophialetiden (*Lophiates*, *Schlosseria*) und den Deperetelliden (*Deperetella*, *Teleolophus*) und schließlich auch noch Paarhufer mit den Anthracotheriiden (*Anthracohys*, *Anthracothema*) vervollständigen die eozäne Großsäugetierfauna Asiens. Dazu kommen im Bereich der Tethys (Südasien) die Wale mit Urwalen (Protocetidae: *Protocetus*, *Indocetus*) und primitiven Zahnwalen (Agorophiiden: *Andrewsziphius*).

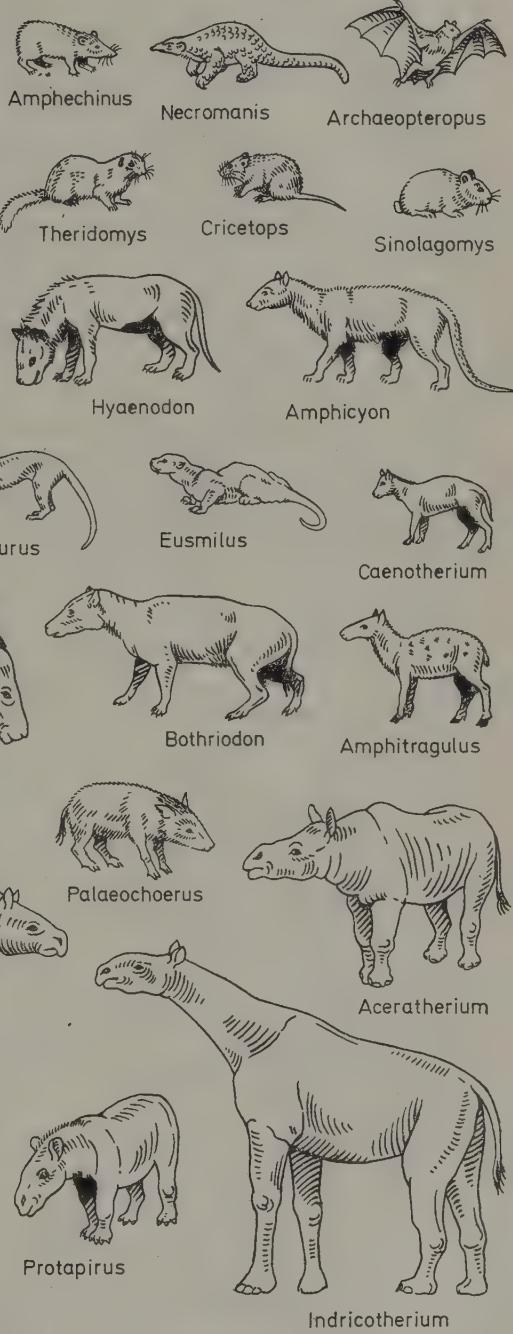
Die Kleinsäugetierfauna ist wesentlich schlechter dokumentiert, doch konnte ihre Kenntnis in den letzten Jahren vermehrt werden. Außer Lagomorphen mit Leporiden (*Lushilagus*, *Shamolagus*) sind Anagaliden (*Pseudictops*), Insektenfresser (Adapisoridae: *Hyracolestes*), Primaten (Adapidae: *Lushius*, *Hoanghonius*) und protogomorphe Nagetiere (Sciuravidae: *Sciuravus*; Paramyidae: *Birbalomys*, ? *Franimys*) nachgewiesen.

Die eozäne Landsäugetierfauna Asiens bestätigt wohl den Austausch mit Nordamerika, belegt aber zugleich eine gewisse Eigenständigkeit bzw. faunistische Beziehungen im jüngeren Eozän mit Europa und Nordafrika. Auch hier gibt die paläogeographische Situation eine Erklärung. Das Obikmeer und die Turgaistraße im Westen bildeten auch noch während des Eozäns eine wirksame Faunenbarriere gegenüber Europa.

Aus Vorderindien, das während des Alttertiärs mit dem asiatischen Kontinent unter Auffaltung des Himalaya „zusammengeschweißt“ wurde, sind die ältesten Landsäugetierfaunen mit Condylarthren (z. B. *Ichthyolestes*), Nagetieren (*Birbalomys*) und verschiedenen Artiodactylen (*Haqueina*, *Khirtharia*, *Lammidhania*) aus

---

Abb. 65. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Oligozän von Eurasien. Indien mit dem übrigen Asien verbunden. Obikmeer verlandet. Faunenmodernisierung vor allem durch Verschwinden der Multituberculaten, Condylarthren, Taeniodonten, Pantodonten, Dinoceraten und Tillodonten. Unpaarhufer (*Schizotherium*, *Embolotherium*, *Protapirus*, *Amynodon*, *Aceratherium*, *Indricotherium*) und Nichtwiederkäuer (*Entelodon*, *Bothriodon*, *Palaeochoerus*, *Caenotherium*) dominieren unter den Huftieren. Raub- (*Amphicyon*, *Palaeogale*, *Potamotherium*, *Proailurus*, *Eusmilus*, *Herpestides*) und Nagetiere (*Theridomys*, *Cricetops*) sind häufig neben Hyaenodonten (*Hyaenodon*), Lagomorphen (*Sinolagomys*), Insektenfressern (*Amphechinus*), Schuppen- (*Necromantis*) und Fledertieren (*Archaeopteropus*). Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.



dem Mittel-Eozän nachgewiesen. Im Jung-Eozän kommen Hyaenodonten und Perissodactylen (Tapiroidea) dazu. Das eozäne Alter von *Anthracothema*, einem Anthracotheriiden der Insel Timor, erscheint fraglich.

Die Zusammensetzung der Oligozänfaunen weicht teilweise stark von den eozänen ab (Abb. 65). Diese besonders für Europa gültige Feststellung hatte bereits STEHLIN zum Begriff „grande coupure“ veranlaßt. Während STEHLIN sie mit der Eozän- und Oligozängrenze gleichgesetzt hat, liegt sie nach den neuesten Erkenntnissen am Ende des Ludien und damit zwischen den „Zonen“ von La Debruge und Hoogbutsel. Demnach verläuft sie im älteren Oligozän. Ungeachtet der etwas unterschiedlichen Grenzziehung zwischen Eozän und Oligozän erscheint eine gesonderte Besprechung der Oligozänfaunen notwendig. Die „grande coupure“ ist im wesentlichen auf eine Einwanderung asiatischer Elemente in Europa zurückzuführen sowie auf eine Verarmung der endemischen Faunen. Diese Immigration scheint allerdings in Mittel- und Westeuropa nicht gleichzeitig erfolgt zu sein. Sie macht sich besonders in der Nagetierfauna bemerkbar, gilt aber auch für die Lagomorphen, Feliden, Entelodontiden und Rhinocerotiden.

Das Aussterben ganzer Gruppen, wie der Amblypoden und Taeniodonten, ferner der Protocetiden, Oxyaeniden, Phenacodontiden, Hyopsodontiden, Apatemyiden, Lophialetiden, Lophiodontiden, Eomoropiden, Sciuraviden und der (?) Primaten (*Lantianius* = Artiodactyla) sowie das Auftreten von myomorphen und verschiedenen sciromorphen Nagetieren, von Spitzmäusen, Dimyliden, Pfeifhasen, Chalicotherien, Bartenwalen, Schweinen, Hirschen und (?) Hornträgern führt zu einem neuen Faunenbild. Europäische und asiatische Faunen zeigen zwar gewisse Verschiedenheiten, doch dürfte dies z. T. durch lückenhafte Fossilüberlieferung bedingt sein.

Noch sind Beuteltiere (*Peratherium*), Hyaenodonten (*Hyaenodon*, *Didymoconus*, *Butselia*), Urwale (*Zygorhiza*, *Platyosphys*) und Condylarthren (*Mesonyx*) sowie verschiedene altertümliche bzw. spezialisierte Insektenfresser (Anagalidae: *Anagale*; Adapisoricidae: *Ictipodium*, *Tupaiodon*; Paroxyclaenidae: *Kochictis* und Pantolestidae: *Cryptopithecus* [= „*Opsiclaenodon*“ = „*Androconus*“]) und auch primitive Fledertiere aus der Verwandtschaft der Icaronycteriden (*Archaeopteropus*) nachgewiesen.

Unter den Insektenfressern sind nunmehr echte Igel (Erinaceinae: *Amphechinus* = „*Palaeoerinaceus*“ = „*Palaeoscaptor*“), ferner Spitzmäuse (Soricidae: *Crocidosorex*, *Trimylus*, *Heterosorex* und *Gobisorex*), Maulwürfe (Talpidae: *Geotrypus*, *Myxomysgale*, *Mygatalpa*) und die im Miozän wieder ausgestorbenen Dimyliden (*Exodaenodus*, *Dimylus*, *Dimyloides*) vertreten.

Unter den Primaten sind durchwegs Superstiten aus dem Eozän bzw. deren Nachkommen heimisch. Es sind Angehörige der Adapiden (*Protoadapis*, *Adapis*) und der Tarsiiden (*Necrolemur*, *Microchoerus*, *Pseudoloris*). Die Primaten lassen in Westeuropa bereits seit dem Jung-Eozän, in Mitteleuropa seit dem älteren Alt-Oligozän einen starken Rückgang erkennen. Sie verschwinden mit der „grande coupure“ im Alt-Oligozän aus Europa.

Weiters sind Schuppentiere (Manidae mit *Leptomanis* und *Necromanis*) aus dem europäischen Oligozän bekannt. Die Nagerfauna setzt sich aus protogomorphen (Paramyidae: *Prosciurus*; Aplodontidae: *Allomys*, *Sciurodon*; Cylindrodontidae: *Ardynomys*, *Pseudocylindrodon*), „sciromorphen“ („*Tataromyidae*“ = Ctenodactyliidae: *Tataromys*, *Karakoromys*; Castoridae: *Steneofiber*, *Palaeocastor*; Eomyidae: *Eomys*, *Rhodonomys*, *Pseudotheridomys*), theridomorphen („*Pseudosciuridae*“: *Pseudosciurus*; Theridomyidae: *Theridomys*, *Archaeomys*, *Issiodoromys*), glirimorphen (Gliridae: *Dryomys*, *Peridyromys*) und myomorphen Formen (Cricetidae: *Cricetodon*, *Paracricetodon*, *Cricetops*; Zapodidae: *Plesiosminthus* = „*Parasminthus*“) zusammen. Tiergeographisch bemerkenswert ist nicht nur das vorübergehende Auftreten von

Aplodontiden in Eurasien, sondern auch der Nachweis der Stammformen der afrikanischen Ctenodactyliden sowie von gemeinsamen Gattungen mit Nordamerika (z. B. *Adjidaumo* = *Eomys*).

Die Raubtierfauna besteht aus Musteliden, Amphicyoniden, Ursiden, Viverriden und Feliden. Die Musteliden sind durch wieselartige Formen (*Palaeogale*) und Otter (*Potamotherium*), die Amphicyoniden durch mehrere Linien (*Pseudamphicyon* — *Haplocyon*; *Amphicyon*; *Pseudocyonopsis* — *Cynelos*), die Ursiden durch primitive kleine Arten (*Cephalogale*) im jüngeren Oligozän, die Feliden durch Säbelzahnkatzen (*Dinailurictis*) und „echte“ Katzen (*Proailurus*, *Stenogale*) und die Viverriden durch primitive Formen in Asien (*Palaeoprionodon*) sowie durch die Ahnenformen der Hyänen (*Herpestides*) in Europa nachgewiesen. Katzen- und Waschbären sind ebensowenig bekannt wie Hunde.

Lagomorphen sind nun erstmalig auch in Europa nachgewiesen. Als ältester Nachweis gilt nach LOPEZ & THALER *Desmatolagus* aus Ravet (Niveau von Ronzon), eine primitive Lagomorphengattung, die leporide und ochotonide Merkmale vereint. Während die nordamerikanischen *Desmatolagus*-Arten den Leporiden (*Palaeolagus* und *Megalagus*) näherstehen, zeigt die eurasiatische *Desmatolagus*-Form mehr ochotonide Merkmale. Im jüngeren Oligozän Europas sind die Pfeifhasen (Ochotonidae) bereits mit mehreren Stämmen (*Amphilagus*, *Piezodus*, *Titanomys*) vertreten. Echte Hasen (Leporidae) sind bisher nur spärlich dokumentiert (*Gobiolagus* aus Asien).

Unter den Paarhufern dominieren noch die Nichtwiederkäuer. Neben Angehörigen von bereits im Eozän heimischen Stämmen (Choeropotamidae: *Choeropotamus*; Cebochoeride: *Choeromorus*; Entelodontidae: *Entelodon*, *Paraentelodon*; Anthracotheriidae: *Anthracotherium*, *Elomeryx*, *Bothriodon*, *Microbunodon*; Anoplotheriidae: *Diplobune*; Xiphodontidae: *Dichodon*; Caenotheriidae: *Caenotherium*) sind nun auch Schweine mit den Tayassuiden (*Doliochoerus*, *Palaeochoerus*) nachgewiesen, deren Entstehung zweifellos in Eurasien erfolgte. Unter den Wiederkäuern sind geweihte Hirsche (Cervidae: *Amphitragulus*, ? *Eumeryx*), ferner Amphimeryciden (*Amphimeryx*) und Gelociden (*Gelocus*, *Prodremotherium*) bekannt. Der Nachweis von Hornträgern (Bovidae) ist mit *Palaeohypsodontus* in Asien nicht gesichert. Die Gelociden besaßen bereits richtige Kanonenbeine und stark reduzierte Seitenzähne.

Unter den Unpaarhufern sind tapirartige Formen und Nashörner häufig, die Ancylopoden sind durch die Chalicotheriiden (*Schizotherium* = „*Kyzylkakhippus*“), die Pferdeartigen durch Palaeotherien und Equiden, die Titanotherien durch die Brontotheniiden vertreten. Rüssellose Tapire sind mit den Helaletiden (*Colodon*) und Deperetelliden (*Teleolophus*) noch in Asien heimisch, während mit „*Protapiro*“ erstmals echte Tapire (Tapiridae) mit beginnender Rüsselbildung erscheinen. Die Nashörner treten in ziemlicher Formenfülle auf. Es sind fast ausschließlich hornlose Formen. Schlankbeinige Hyracodonten (*Ardynia* = *Ergilia*), plumpfüßige Amynodontiden (*Gigantamynodon*, *Hypsamynodon*) und die riesigen, langhalsigen Indricotheriiden (*Paraceratherium*, *Indricotherium* = „*Benaratherium*“, *Urtinotherium*) waren neben primitiven hornlosen Rhinocerotiden (*Aceratherium*, *Eggyodon*) verbreitet. Im jüngeren Oligozän erscheinen erstmals gehörnte Rhinocerotiden mit *Diceratherium* und *Dicerorhinus*. Die Pferdeartigen sind mit den letzten Palaeotheriiden (*Palaeotherium*, *Pachynolophus*) und mit den Equiden (*Propalaeotherium*) nur aus dem älteren Oligozän bekannt. Auch die oligozänen Brontotheniiden sind Nachkommen heimischer Stämme (*Embolotherium*, *Pachytitan*, *Hyotitan*, *Metatitan*). Sie überleben im Gegensatz zu den nordamerikanischen Titanotherien auch noch im Mittel-Oligozän. Sie fehlten den europäischen Oligozänfaunen.

Als *Crivadiatherium* und *Palaeoamasia* sind aus dem Alt-Tertiär Rumäniens bzw. Anatoliens einige Zahnfragmente beschrieben worden, die als Angehörige der bisher

nur aus Afrika bekannt gewordenen Embrithopoden angesehen werden. Ähnlichkeiten mit *Arsinoitherium* sind wohl vorhanden, doch lassen die Reste von *Crivaldiatherium* eine sichere Zuordnung zu den Embrithopoden nicht zu.

Die Sirenen sind durch Gabelschwanzsirenen (Dugongidae: *Halitherium*, *Rytiodus*) wiederholt aus Europa, die Wale durch primitive Urwale (Basilosauridae: *Platyosphys*), Zahnwale (Squalodontidae: *Microcetus*, *Patriocetus*, *Agriocetus*) und Bartenwale (Cetotheriiden: *Cetotheriopsis*) nachgewiesen. Letztere sind wesentlich größer als die nur delphingroßen Zahnwale.

In ihrer Gesamtheit zeigen die Säugetierfaunen des eurasiatischen Alttertiärs trotz naher Beziehungen der europäischen Faunen im Paleozän und Alt-Eozän bzw. der asiatischen Faunen im Eozän zu Nordamerika eine gewisse Eigenständigkeit, die vor allem durch das Vorkommen bodenständiger Stämme unter den Nagetieren (Theridomorpha, Glirimorpha, „Tataromyidae“), Insektenfressern (Dimylidae) und Huftieren (z. B. Palaeotheriiden, Indricotheriiden, Lophiodontiden) sowie durch das Fehlen bestimmter nearktischer Elemente (Tylopoden, Oreodonten, Geomyoidea) gegeben ist.

### 2.2.5.3. Jungtertiäre Faunen

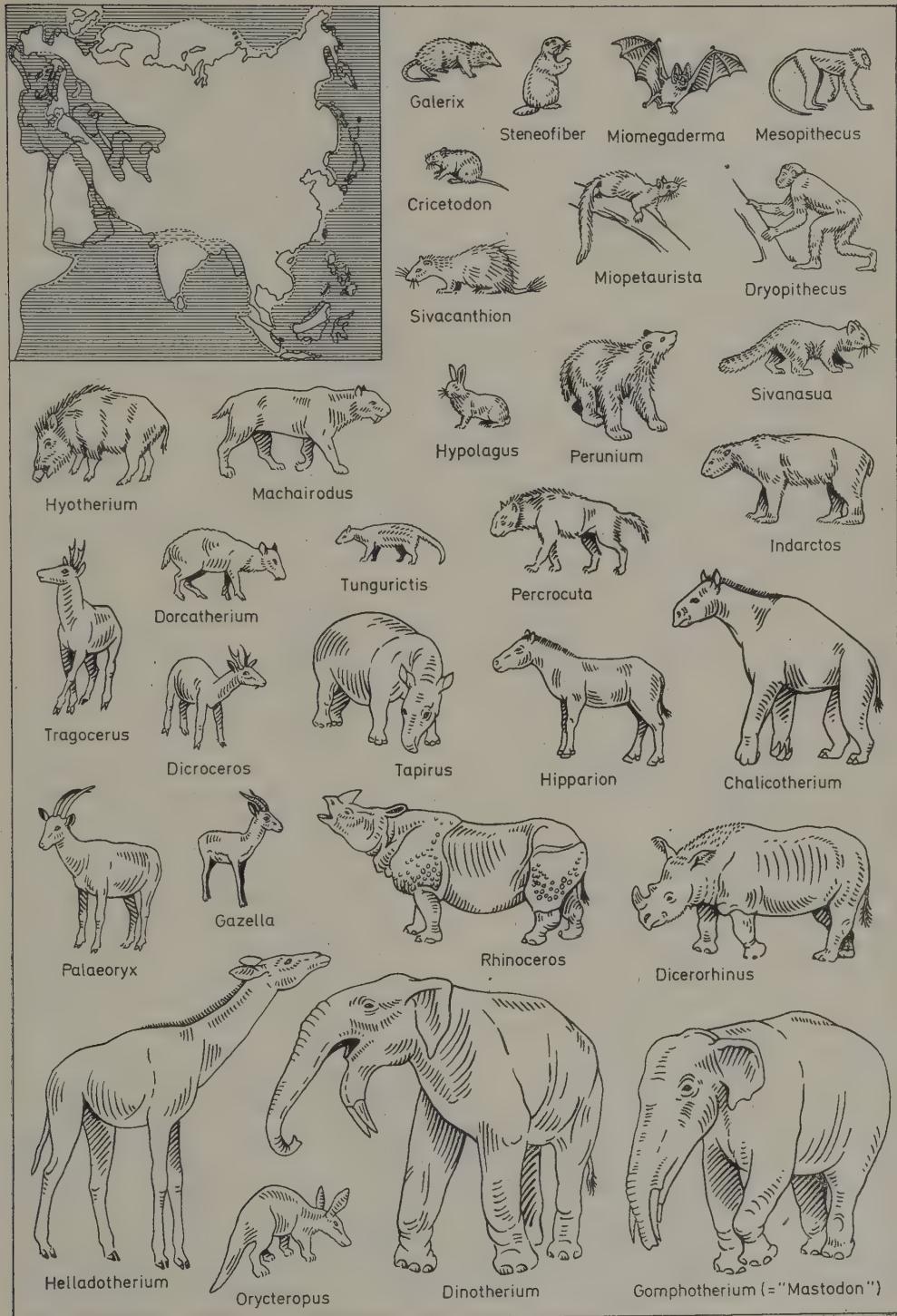
Jungtertiäre Faunen sind aus West-, Mittel- und Südeuropa, aus Anatolien, Kasachstan, Zentral-, Süd- und Ostasien in großer Zahl bekannt geworden. Sie vermitteln einen guten Einblick in die Zusammensetzung der Faunen und geben damit zugleich wertvolle Hinweise über die interkontinentalen Faunenbewegungen (Abb. 66). Abgesehen von der Evolution bodenständiger Elemente, indem altertümliche Gattungen durch „moderner“ ersetzt werden (z. B. Haarigel durch Stacheligel, Muntjakhirsche durch Echthirsche, Hemieyoninae durch Ursinae, Cricetodontinae durch Cricetinae, Aceratheriinae durch Dicerorhinae, Squalodontoida durch Delphinoidea), erscheinen wiederholt äthiopische (Proboscidea, Catarrhini, Hyracoidea, Tubulidentata, Giraffoidea, Hippopotamidae) und nearktische Einwanderer (Equidae, Tylopoda, Canidae) in Eurasien.

Verschwunden sind nunmehr die Anagalidae, Halbaffen, Urhuftiere und Urwale, ferner alle ausgestorbenen Insektenfresserfamilien mit Ausnahme der Dimyliden, die Nichtwiederkäuer bis auf Anthracotherien, Caenotherien, Suiden und Tayassuiden, die nur fossil bekannten Unpaarzeherfamilien bis auf die Chalicotherien und Indricotherien. Auch hier machen sich zeitweise tiergeographisch bedingte Unterschiede innerhalb der Faunen des eurasiatischen Jungtertiärs bemerkbar, auf die im folgenden noch hingewiesen wird.

Die Beuteltiere (Didelphidae: *Peratherium*) verschwinden im jüngeren Miozän endgültig aus Europa. Asien scheinen sie nie erreicht zu haben. Die Hyaenodonten

---

Abb. 66. Paläogeographie und Säugetiere (Auswahl) im Jungtertiär von Eurasien. Tethys trennt noch im ältesten Miozän Eurasien von Nordafrika. Weite Teile von Europa von der Paratethys bedeckt. Fauna aus bodenständigen Elementen, wie Insektenfressern (*Galerix*), Fledermäusen (*Miomegaderma*), Nagetieren (*Miotypaurista*, *Cricetodon*, *Sivacanthion*), Raubtieren (*Perunium*, *Sivanasua*, *Indarcos*, *Machaerodus*, *Tungurictis*, *Percocuta*), Paarhufern (*Hyotherium*, *Dorcasatherium*, *Dicrocerus*, *Tragocerus*, *Gazella*, *Palaeoryx*) und Unpaarhufern (*Tapirus*, *Chalicotherium*, *Rhinoceros*, *Dicerorhinus*) sowie Einwanderern aus Afrika (Rüsseltiere: *Dinotherium*, *Gomphotherium*, *Tubulidentaten*: *Oryctopus*, catarrhine Primaten: *Mesopithecus*, *Dryopithecus* und Giraffen: *Hippotherium*) und Nordamerika (Equidae: *Hipparium*, Lagomorpha: *Hypolagus*) zusammengesetzt. Figuren nur angenähert maßstäblich verkleinert.



sind nur durch einige wenige „Nachzügler“ (Hyaenodontiden: *Hyaenaelurus* und *Dissopsalis*) vertreten.

Die Insektenfresser waren durch Igel (Erinaceidae), Maulwürfe (Talpidae), Spitzmäuse (Soricidae) und die Dimyliiden (mit der *Cordylodon*-*Metacordylodon*- und der *Plesiodimylus*-Linie) im Jungtertiär Europas verbreitet. Unter den Erinaceiden sind Haarigel (*Galerix*, *Pseudogalerix*, *Deinogalerix*, *Lanthanotherium*) und Stacheligel (*Mioechinus*, *Dimylechinus*, *Erinaceus*) bekannt. Innerhalb der Talpiden sind Angehörige der Talpinae (*Proscapanus*, *Talpa*) und der Desmaninae zu unterscheiden, und unter den Soriciden sind Heterosoricinen mit *Heterosorex* (= ? „*Trimylus*“) und *Dinosorex*, die Crocidurinen mit *Miosorex*, *Soricella* und *Suncus* und die Soricinen mit *Sorex*, *Neomys* und einer Reihe ausgestorbener Gattungen (z. B. *Allosorex*, *Beremendia*, *Petenya*) nachgewiesen.

Die Primaten sind durch Hylobatiden (*Pliopithecus*), durch Pongiden (*Dryopithecus*, *Sivapithecus*, *Gigantopithecus*), Oreopitheciden (*Oreopithecus*) und durch Cercopitheciden (*Mesopithecus*, *Dolichopithecus*) formenreich vertreten. Es sind durchwegs Elemente äthiopischer Herkunft. Die erdgeschichtlich ältesten Primaten erscheinen mit *Pliopithecus* im älteren Miozän (Pontlevoy-„Zone“ = NM 5), zu denen im mittleren die Pongiden und im jüngeren *Oreopithecus* sowie die Schlankaffen mit *Mesopithecus* kommen. *Dolichopithecus rusciniensis* aus dem Pliozän ist ein Nachkomme von *Mesopithecus*. Dies bedeutet, daß die Hundsaffen in Eurasien später auftreten als Menschenaffen. Mit den neuerdings durch KRETZOI aus dem ungarischen Jung-Miozän beschriebenen *Rudapithecus* und mit „*Sivapithecus*“ *alpani* aus Anatolien sind Angehörige der Ramapithecinen nachgewiesen.

Die Nagetiere sind außerordentlich formenreich vertreten. Die letzten protogomorphen Nager sind mit *Paracitellus* (Paramyidae)\* und den nur vorübergehend erscheinenden Aplodontiden (*Ameniscomys* im Miozän Europas, *Pseudaplodon* im Pliozän Asiens) nachgewiesen. Neu sind die Hystricomorphen (Hystricidae: *Hystrix* im mittleren Miozän Europas, „*Sivacanthion*“ im Jung-Miozän Südasiens; Thryonomyidae: *Paraulacodus* in Asien) und die Salzkrautbilche (Seleviniden mit „*Plioselevinia*“ in Europa) als asiatische sowie die Springhasen (*Megapodetes*), die Phiomysiden und Myocricetodontinen (*Dakkamys*) in Südeuropa bzw. Anatolien als äthiopische Elemente im jüngeren Mittel-Miozän. Dazu kommen neue myomorphe Nagergruppen mit den Springmäusen (Dipodidae: *Paralactaga*, *Protalactaga*), echten Mäusen (Muridae: *Antemus* in Südasien), Wurzelratten (Rhizomyiden, *Tachyoryctoides* und *Rhizomys* in Asien), Blindmäusen (Spalacidae: *Pliospalax*, *Prospalax*) und die Arvicoliden als Wühlmäuse. Auch die im Alt-Pleistozän wieder ausgestorbenen Eomyiden sind durch mehrere Gattungen (z. B. *Pseudotheridomys*, *Keramidomys*, *Leptodontomys*) nachgewiesen. Von den bereits im Oligozän heimischen Nagern sind die Biber (Castoridae: *Steneofiber*, *Anchitheriomys*, *Dipoides*, *Palaeomys*), die Ctenodactyliden (*Sayimys* im Jung-Miozän Südasiens), die Hüpfmäuse (Zapodidae: *Heterosminthus* im Pliozän Asiens, *Sicista* im Pliozän Europas), die Sciuriden (*Sciurus*, *Heteroxerus* und *Spermophilinus* als bodenbewohnende, *Miopetaurista*, *Pliopetaurista*, *Pliopetes* und *Blackia* als fliegende Formen), die Bilche (Gliridae: *Dryomys*, *Eliomys*, *Glirulus*, *Glis*, *Peridyromys* und *Muscardinus* aus Europa) und die Hamsterartigen (Cricetidae) häufig und artenreich entwickelt. Mit *Cricetus*, *Cricetulus*, *Microtocricetus* und *Megacricetodon* erscheinen im Jung-Miozän (Vallesiense) echte Hamster (Cricetinen) neben Nachkommen (mittel-)miozäner Cricetodontinen (*Cricetodon*, *Neocricetodon*, *Paracricetulus*, *Rotundomys*, *Trilophomys*). Mit *Neocometes* ist ein miozäner Angehöriger der gegenwärtig südasiatischen Stachel-, „bilche“ (Platacanthomyinae) aus Europa nachgewiesen. Echte Mäuse und Wühlmäuse treten als erdgeschichtlich junge Gruppen erst im mittleren und jüngeren Miozän (Chinji und Vallesiense) bzw.

Pliozän auf. Mit *Parapodemus*, *Progonomys*, *Paraethomys*, *Anthracomys*, *Stephanomys*, *Microtia*, *Apodemus* und *Euxinomys* sind die wichtigsten Gattungen der Muriden, mit *Promimomys*, ? *Ogmodontomys*, *Mimomys*, *Villanyia* und *Dolomys* jene der Arvicoliden genannt.

Unter den Raubtieren erscheinen im Jungtertiär erstmalig nicht nur Katzenbären (Ailuridae: *Sivanasua* = „Schlossericyon“ im Miozän und *Parailurus* im Pliozän) und Hyänen (Hyaenidae) mit verschiedenen Gattungen (*Miohyaena*, *Tungurictis*, *Ictitherium*, *Percrocuta*, *Hyaenictis*, *Lycyaena*, *Hyaena*), sondern auch die Robben mit Seehunden (Phocidae: *Miophoca*, *Monotherium*, *Pristiphoca*, *Phoca*). Sie dokumentieren die bereits erfolgte Differenzierung in die Mönchsrobben (Monachinae) und echte Seehunde (Phocinae). Unter den Musteliden treten nunmehr auch dachsartige Formen (*Palaeomeles*, *Trochotherium*, *Arctomeles*) und Stinktiere (*Miomephitis*, *Trocharion*, *Promephitis*) neben marder- (*Ischyrictis*, *Martes*, *Plesiogulo*) und wieselartigen Formen (*Sinictis*, *Mustela*), „Honigdachsen“ (*Eomellivora*), Fischotter (*Potamotherium*, *Paralutra*, *Sivaonyx*, *Enhydriodon*, *Limnonyx*, *Semantor*) sowie ausgestorbenen Riesenformen (*Perunium*, *Hadriktis*) auf. Eine weitere, im Pliozän wieder verschwundene Mustelidengruppe (Simocyoninae) ist mit verschiedenen Gattungen (*Broiliiana*, *Alopecocyon*, *Simocyon*) vertreten. Letztere war von Westeuropa über Ostasien bis nach Nordamerika verbreitet. Im jüngsten Tertiär erscheinen mit *Pannonictis* und *Baranogale* Musteliden aus der Verwandtschaft der heute neuweltlichen Grisoninae bzw. der südeuropäisch-afrikanischen Bandiltisse (Ictonychini).

Unter den bärenartigen Raubtieren waren gleichfalls mehrere Gruppen verbreitet. Die Amphicyoniden (*Amphicyon*, *Pseudarctos*) und die Ursiden mit den Hemicyoninen (*Hemicyon*, *Plithocyon*), Agriotheriinen (*Agriotherium* = „*Hyaenarctos*“, *Indarctos*) und den „echten“ Bären (*Ursavus*, *Ursus*). Hunde (Canidae) erscheinen mit *Canis* erstmalig im jüngsten Miozän in Europa und mit *Nyctereutes* im Pliozän. Schleichkatzen (Viverriden) waren ebenso mit verschiedenen Gattungen (*Viverra*, *Semigenetta*, *Jourdanictis*, *Herpestes*) heimisch wie die „echten“ Katzen (Felidae) mit *Pseudaelurus*, *Felis*, *Metailurus* und *Dinofelis* (= „*Therailurus*“) sowie den Säbelzahnkatzen (*Sansanosmilus*, *Machaeroodus* und *Paramachaeroodus* im Miozän, *Megathereon* und *Homotherium* im Pliozän).

Unter den Lagomorphen dominieren im älteren und mittleren Miozän noch die Ochotoniden (*Amphilagus*, *Prolagus* und *Lagopsis* in Europa, *Bellatonna* und *Alloptox* in Asien), während im jüngeren Miozän und im Pliozän neben *Prolagus*, *Paludotona* und *Ochotona* nunmehr *Hypolagus*, *Alilepus* und *Pliopentalagus* als Leporiden erscheinen. Mit *Alilepus* treten erstmalig die „echten“ Hasen (Leporinae) auf, die sich im Villafranchium zur heutigen Artenfülle entfalten.

Die Paarhufer sind häufig, es überwiegen bereits die Wiederkäuer. In Europa verschwinden die Anthracotheriiden mit *Brachyodus* im Miozän, während sie in Asien mit *Hemimeryx*, *Telmatodon* und *Merycopotamus* noch im jüngeren Jungtertiär, mit *Merycopotamus* sogar noch im Pleistozän heimisch sind. Nabelschweine (*Tau-canamo*, *Pecarichoerus*, *Schizochoerus*) sind neben „echten“ Schweinen (Suidae) verbreitet. Letztere zeigen eine Formenmannigfaltigkeit, die von Hyotheriinen (*Hyotherium*, *Parachleuastochoerus*, *Chleuastochoerus*) über Listriodonten (*Bunolistriodon*, *Listriodon*) und Tetraconodontinen (*Conohyus*, *Tetraconodon*) bis zu den Suinen (*Propotamochoerus*, *Microstonyx*, *Sus*) reicht. Mit *Sus minor* erscheint ein Angehöriger der aus Asien eingewanderten *Sus verrucosus*-Gruppe. Im jüngsten Miozän (Messiniano bzw. Turoliense) treten in Südeuropa (Italien, Spanien) mit *Hippopotamus* (*Hexaprotodon*) erstmalig primitive Flusspferde (Hippopotamidae) auf. Sie lassen eine Einwanderung aus Afrika vermuten. Auch die im Pliozän erstmalig in Eurasien nach-

gewiesenen Kamele (Camelidae) mit *Paracamelus* sind Einwanderer, allerdings aus Nordamerika. Im Westen waren sie bis in den pannonischen Raum verbreitet.

Die Wiederkäuer sind mit Zwerghirschen (Tragulidae), Hirschen (Cervidae), Giraffenartigen (Palaeomerycidae, Giraffidae) und Hornträgern (Bovidae) außerordentlich formen- und artenreich vertreten. Sie haben die Stelle der im Alttertiär dominierenden Unpaarhufer eingenommen.

Erstmalig sind die Traguliden mit *Dorcatherium* und *Dorcabune* nachgewiesen. Von den Hirschen sind es Muntjakhirsche (*Euprox*, *Dicroceros*, *Heteroprox*, *Procapreolus*) im Miozän, neben denen im jüngsten Miozän Vorläufer der Echthirsche (Cervinae: *Cervocerus*) auftreten, die schließlich im Pliozän von *Cervus*, *Eucladoceros*, *Libralces* und *Pseudalces* abgelöst werden. Die ursprünglich als Hirsche klassifizierten *Palaeomeryx*-Arten sind nach ihren knöchernen Schädefortsätzen als „Giraffoidea“ (Palaeomerycidae) zu klassifizieren. Auch *Triceromeryx* gehört in diese Verwandtschaft. Echte Giraffen (Giraffidae) erscheinen in Eurasien erstmalig im mittleren Miozän mit Kurzhalsgiraffen (*Giraffokeryx*, *Palaeotragus*). Sie sind ebenso wie die im Jung-Miozän von Westeuropa bis Ostasien verbreiteten Langhalsgiraffen mit *Giraffa*, *Honanotherium* und *Decennatherium* Einwanderer aus Afrika. Dies gilt auch für die in ihren Proportionen mehr rinderähnlichen Sivatherien (*Karsimatherium*, *Bramatherium*, *Birgerbohlinia*), deren Verbreitung sich im Jung-Miozän von Südeuropa bis Südasien erstreckte.

Mit den außerordentlich artenreichen Hornträgern (Bovidae) ist die Liste der Wiederkäuer vollständig. Sie sind im älteren Miozän durch *Eotragus*-Arten vertreten, aus denen sich im mittleren und jüngeren Miozän die Tragocerinen (*Protragocerus*, *Miotragocerus*, *Tragocerus*) entwickeln. Im Pliozän treten dann erstmalig primitive Wildrinder (*Parabos*) auf, aus denen im Villafranchium die „modernen“ Wildrinder entstehen. Im Mittel-Miozän erscheinen mit *Pseudotragus* und *Oioceros* erstmalig Boviden mit einem hypsodonten Gebiß, die im Jung-Miozän mit zahlreichen Gattungen, wie *Palaeoryx*, *Protoryx*, *Pachytragus*, *Protragelaphus*, *Prostrepisceros*, *Palaeoreas*, *Pachygazella* und *Tossunnoria* dominieren. Es sind einerseits primitive Caprinen, andererseits Angehörige der Antilopen, zu denen neben echten Gazellen mit *Gazella* eine Reihe von hochspezialisierten „Ovibovinen“, wie *Criotherium*, *Plesiaddax*, *Urmiatherium* und *Parurmiatherium* kommen. Ursprünglich wurden diese Caprinen und Antilopinen als Angehörige von Pferdeantilopen (Hippotraginae) und Waldböcken (Tragelaphinae), wie sie gegenwärtig in Afrika verbreitet sind, angesehen, weshalb einst auch vom ostafrikanischen Charakter der jungmiozänen Säugetierfaunen Europas und Asiens die Rede war. Zweifellos sind mit den Giraffen, den Erdferkeln, Schliefern, Hundsaffen und auch den Strauß-äthiopische Elemente im Jung-Miozän vertreten, doch kann nicht von einer afrikanischen Fauna gesprochen werden; sind doch die mit den Zebras verglichenen Hipparionen Einwanderer aus Nordamerika und zahlreiche andere Faunenelemente Nachkommen heimischer Formen.

Dazu zählen unter den Unpaarhufern die Tiere (Tapiridae), zahlreiche Nashörner und die Chalicotherien, während die Equiden mit *Anchitherium* erstmalig im älteren Miozän (Wintershof West-„Zone“ = NM 3) und mit *Hipparrison* im Jung-Miozän (Pannon = Vallesiene; Can Llobateres-„Zone“ = NM 9) sowie mit *Equus* (*Allohippus*) im Jung-Pliozän jeweils als Immigranten aus Nordamerika erscheinen. Die Anchitherien verschwinden mit *Anchitherium* und *Sinohippus* im Jung-Miozän, die dreizehigen Hipparionen überdauern hingegen mit einzelnen Arten die Plio-Pleistozängrenze und sind Zeitgenossen der Einhufer (*Equus*).

Die Tiere sind nur durch Arten der Gattung *Tapirus* nachgewiesen, die einerseits Anklänge an den heutigen Schabrackentapir, andererseits an die amerikanischen Tiere

erkennen lassen. Von den Nashörnern verschwinden die hornlosen Aceratherien (*Aceratherium*, *Plesiaceratherium*, *Chilotherium*) und *Brachypotherium* mit dem Jung-Miozän, während die *Dicerorhinus*-Gruppe mit verschiedenen Arten im ganzen Jung-Tertiär verbreitet war. Im Jung-Miozän erscheint erstmalig *Diceros* in Europa und im westlichen Asien als Einwanderer aus Afrika. Panzernashörner (*Rhinoceros* einschließlich *Gaindatherium*) sind auf Asien beschränkt geblieben\*. Im Mittel-Miozän treten erstmalig auch primitive Elasmothereien auf (*Hispanotherium*, *Caementodon*, *Belajevina*), die über *Sinotherium* im Jung-Miozän zur plio-pleistozänen Endform *Elasmothereium* überleiten. Die Chalicotheriiden sind mit zwei Stämmen (Chalicotheriinae: *Chalicotherium*, *Moropus* und *Nestoritherium*, Schizotheriinae: *Phyllotillon* und *Ancylotherium* einschl. *Metaschizotherium*) vertreten.

Im jüngeren Miozän erscheinen erstmals auch Erdferkel (*Tubulidentata*) mit *Orycterohippus*-Arten in Süd-Europa, Anatolien und Südasien. Es sind Einwanderer aus Afrika. Erwähnt sei, daß die jungtertiären Faunen Anatoliens deutlich den Einfluß europäischer Faunenelemente erkennen lassen.

Die Proboscidea, die im älteren Miozän (La Romieu-„Zone“ = NM 4) erstmalig nach Eurasien gelangten, sind vor allem durch Mastodonten (*Gomphotheriidae*) und Dinothereien (*Dinotheriidae*) vertreten. Erst im jüngsten Tertiär erscheinen die Stegodonten mit *Stegodon* und die Elefanten mit *Archidiskodon*. Unter den Mastodonten sind bunodonte (*Gomphotherium*, *Anancus*, *Choerolophodon* = *Synconolophus*) und zygodonte Formen (*Zygolophodon*; *Mammút*) neben den Platybelodonten (*Platybelodon*, *Amebelodon*) mit schaufelförmig verbreiterten Unterkieferstoßzähnen zu unterscheiden. Die Dinothereien hingegen sind nur durch *Dinotherium* nachgewiesen, eine Gattung, die mit Riesenformen (*D. „gigantissimum“*) im Pliozän wieder verschwindet. Demgegenüber überdauern die Mastodonten bis ins Ältestquartär.

Weitere afrikanische Einwanderer sind die Schliefer (*Hyracoidea*), die Eurasien mit der Großform *Pliohiprax* im Jung-Miozän erreichten. Während sie in Europa im Jung-Pliozän wieder verschwinden, überdauern sie in Asien mit *Postschizotherium* die Plio-Pleistozängrenze.

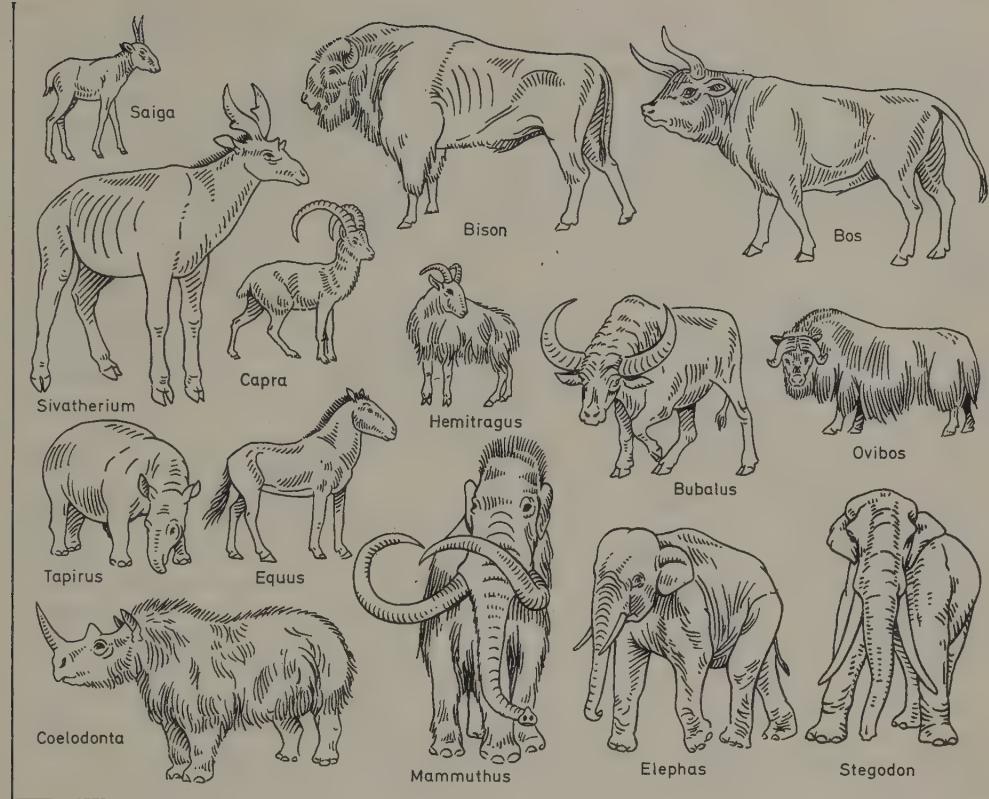
Die Wale sind durch Zahn- und Bartenwale nachgewiesen. Neben Nachkommen der bereits im Oligozän heimischen Squalodontiden (*Squalodon*, *Neosqualodon*) sind nunmehr Flußdelphine (*Platanistidae*: *Pachyacanthus*), Schnabelwale (*Ziphiidae*: *Ziphiodes*, *Choneziphius*, *Mesoplodon*, *Palaeoziphius*), Pottwale (*Physeteridae*: *Hoplocetus*, *Scaldicetus*, *Prophyseter*, *Physeterula*), Delphine (*Delphinidae*: *Delphinopsis*, *Stereodelphis*, *Delphinus*) und Schweinswale (*Phocaenidae*: *Palaeophocaena*, *Protophocaena*) sowie Angehörige ausgestorbener Familien (*Eurhinodelphinidae*: *Eurhinodelphis*; *Acrodelphidae*: *Acrodelphis*, *Heterodelphis* und *Hemisyntrachelidae*: *Hemisyntrachelus*) als Zahnwale in den Gewässern heimisch. Als Bartenwale sind die Cetotheriiden (*Cetotherium*, *Mesocetus*, *Heterocetus*) noch neben Glatt- (*Balaenidae*: *Probalaena*, *Balaena*) und Furchenwalen (*Balaenopteridae*: *Plesiocetus*, *Idiocetus*, *Balaenoptera*, *Megaptera*) vorhanden. Die Formenfülle war zumindest vorübergehend größer als gegenwärtig.

Die Seekühe sind durchwegs mit Angehörigen der Gabelschwanzsirenen (*Dugongidae*) im Bereich der Atlantikküste und des Mittelmeeres einschließlich Paratethys (*Metaxytherium*, *Felsinotherium*, *Thalattosiren*) sowie des Indik (*Indosiren*) vertreten. Weitere marine Küstenbewohner sind die Desmostylier, die in Eurasien an der westlichen Pazifikküste (Japan bis Kamtschatka) vorkommen. Es sind nahe Verwandte der Desmostylia von der nordamerikanischen Pazifikküste (*Cornwalliidae*: *Paleoparadoxia* und *Desmostylidae*: *Desmostylus*, *Kronotherium*). Die teilweise artliche Identität beweist, daß das Verbreitungsgebiet dieser amphibisch lebenden Säugetiere kontinuierlich gewesen sein muß.



Abb. 67. Paläogeographie und („Groß“-)Säugetiere (Auswahl) im Pleistozän von Eurasien zu Kaltzeiten. Weite Teile des nördlichen Eurasien von Inlandeisschilden bedeckt, Gebirgsmassive stark vergletschert und Schelfmeere (z. B. Sundasee) verlandet. Fauna weitgehend modernisiert mit Wildrindern (*Bison*, *Bos*, *Bubalus*), Caprinae (*Capra*, *Hemitragus*, *Ovis*, *Saiga*), Hirschen (*Megaloceros*, *Rangifer*, *Alces*, *Cervus*), Kamelen (*Camelus*), Einhufern (*Equus*), Pantherkatzen (*Panthera*), Braunbären (*Ursus*), Wildhunden (*Canis*), Pandas (*Ailuropoda*), Vielfraß (*Gulo*), Hyänen (*Crocuta*) und Geparden (*Acinonyx*), Affen (*Pongo*, *Macaca*), Hasen (*Lepus*) sowie Elefanten (*Elephas*, *Mammuthus*), Sivatherien (*Sivatherium*), Stegodonten (*Stegodon*); Säbelzahnkatzen (*Homotherium*), Wollhaarnashorn (*Coelodonta*) und Riesenbiber (*Trogontherium*) als völlig ausgestorbene Elemente. Flußpferde (*Hippopotamus*) und Schweine (*Sus*) als letzte Nichtwiederkäuer unter den Paarhufern, Tapire (*Tapirus*) als altertümliche Unpaarzehner. Figuren angenähert maßstäblich verkleinert.

In ihrer Gesamtheit unterscheiden sich die jungtertiären Faunen Eurasiens nicht nur wesentlich von der heutigen, sondern durch ihre Zusammensetzung sowohl von den afrikanischen als auch nordamerikanischen Faunen. Wohl ist eine gewisse Differenzierung innerhalb der eurasiatischen Faunen vorhanden, die sich sowohl von Europa nach Asien als auch von Norden nach Süden bemerkbar macht. Eine orientalische Region war damals weder ausgedehnter noch schärfer abgegrenzt gegenüber der holarktischen Region. Die Differenzierung nimmt mit der Wirkung der alpidischen Orogenese gegen die Gegenwart zu.



#### 2.2.5.4. Pleistozäne Faunen

Im Quartär kommt es zu einem beträchtlichen Faunenwandel, der nicht zuletzt mit den pleistozänen Klimaschwankungen in Zusammenhang steht. Eine allgemeine Klimaverschlechterung macht sich bereits im Jungtertiär bemerkbar. Sie erreicht einen ersten Höhepunkt im jüngsten Miozän. Dazu kommen Klimaschwankungen im Pliozän. Sie dürften zum Aussterben der Beuteltiere, Tubulidentaten und Desmostylier ebenso beigetragen haben wie zum Verschwinden der Dinotherien, Chalicothieren, Giraffen und Flusspferde in Europa. Neu erscheinen nun die Großkatzen, die „modernen“ Wildhunde und Wildrinder, die „echten“ Ziegen und Schafe sowie zahlreiche Arten und Gattungen unter den Wühlmäusen und „echten“ Hasen (Abb. 67). Die Einhufer, Elefanten und primitiven Wildrinder, deren erstes Auftreten seinerzeit mit dem Beginn des Pleistozäns gleichgesetzt wurde (s. o.), erscheinen bereits im Pliozän in Eurasien.

Die Insektenfresser sind — abgesehen von etlichen ausgestorbenen Gattungen unter den ältest- und altquartären Spitzmäusen, wie *Petenya*, *Beremendia*, *Deindorfia*, *Zelceina* und *Dimylosorex* — durchwegs mit rezenten Genera (z.B. *Sorex*, *Crocidura*, *Neomys*, *Suncus* = „*Pachyura*“ als Soriciden, *Talpa* und *Urotrichus* als Talpiden und *Erinaceus* und *Hemiechinus* als Erinaceiden) vertreten.

Riesengleiter (Dermoptera) sind aus dem Pleistozän nicht nachgewiesen. Die Fledertiere sind durch die Fledermäuse mit zahlreichen Gattungen bekannt. Interes-

sant ist die zum Teil klimabedingte Verbreitung (z. B. *Rhinolophus*-Arten in den Warmzeiten, *Barbastella* in den kühleren Phasen). Flughunde sind fossil nur selten nachgewiesen. Sie gehören durchwegs rezenten Gattungen an.

Von den Primaten sind Makaken in Europa (*Macaca*, *Procynocephalus* = „*Dolicho-pithecus*“ *arvernensis*), Schlankaffen (*Cercopithecidae*: *Colobinae* mit *Presbytis*), Gibbons (*Hylobatidae*: *Hylobates*, *Sympalangus*) und auch Menschenaffen (*Pongidae*: *Pongo*, *Gigantopithecus*) im südlichen Asien heimisch. Die Großform *Gigantopithecus blacki* ist eine Angehörige der altquartären *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna, die im älteren Quartär in Südostasien (bis Südhina) verbreitet war. Die Verbreitungsgebiete mancher rezenter Gattungen waren im Pleistozän meist viel größer (z. B. *Macaca* in Mittel- und Westeuropa; *Pongo* in Südhina und Java).

Unter den nur aus Asien bekannt gewordenen Schuppentieren (*Pholidota*: *Manidae*) sind Riesenformen der Gattung *Manis* aus Südostasien bekannt geworden.

Die Nagerfauna gleicht weitgehend der heutigen, wenn man von den in voller Evolution befindlichen Wühlmäusen und den echten Mäusen als erdgeschichtlich junge Gruppen, ferner von den letzten Eomyiden (*Leptodontomys*) sowie von den oft bedeutenden Unterschieden in der geographischen Verbreitung absieht. Unter den Hörnchen (*Sciuridae*) sind baum- (*Sciurus*, *Pteromys*, *Petauria*) und bodenbewohnende (*Citellus*, *Marmota*) Formen heimisch. Bemerkenswert ist das Vorkommen von Flughörnchen (*Petauria*) im Altquartär in Europa. Die Biber (*Castoridae*) waren neben *Castor* mit richtigen Riesenformen (*Trogontherium*) im ältesten und älteren Pleistozän in ganz Eurasien verbreitet. Riesenformen sind — allerdings nur als Inselformen — auch von den Schläfern (*Gliridae*) mit *Leithia*, von den Kammfingern (*Ctenodactylidae* mit *Pellegrinia*) und von den Langschwanzmäusen (*Muridae*) mit *Kritimys* und *Apodemus* von Mittelmeerinseln bekannt geworden. Letztere haben übrigens auch auf den Kanarischen Inseln und der südostasiatischen Inselwelt Großformen hervorgebracht (z. B. *Spelaeomys*, *Coryphomys*). Die Schläfer (*Gliridae*) waren sonst nur durch rezente Gattungen (*Glis*, *Eliomys*, *Dryomys*, *Muscardinus*, *Myomimus*) vertreten, was auch für die Hüpfmäuse (*Zapodidae*: *Sicista*, *Zapus*) und Springmäuse (*Dipodidae*: *Dipus* und *Allactaga*) gilt. Bemerkenswert sind auch hier beträchtliche Verschiebungen bzw. Erweiterungen des Verbreitungsgebietes, indem etwa *Allactaga* und *Myomimus* im Pleistozän auch in Mitteleuropa heimisch waren. Ähnliches gilt auch für manche Wühlmäuse (*Arvicolidae*) und Hamster (*Cricetidae*), von denen nicht nur die Lemminge mit *Lemmus* und *Dicrostonyx*, sondern auch die Steppenlemminge (*Lagurus*) sowie Zwerghamster (*Cricetus*) zeitweise in Mittel- und Westeuropa heimisch waren. Es waren vor allem die kontinentalen Phasen, die zu derartigen Arealerweiterungen bzw. -verschiebungen führten, wie sie in ähnlicher Weise für andere Steppenelemente (z. B. *Bobak*, *Saiga*-Antilope) sowie für heute nordische Elemente (z. B. *Ovibos*, *Rangifer*) gelten.

Die Wühlmäuse sind im Ältestquartär durch etliche ausgestorbene Gattungen wie *Mimomys*, *Villanyia*, *Kislanya*, *Microtoscopetes* und *Pliomys*, die noch bewurzelte Backenzähne besitzen, nachgewiesen. Es sind die sog. *Mimomys*-Faunen des Villanyium. Erst mit *Lemmus* im Villanyium bzw. *Arvicola* und *Microtus* im Altquartär erscheinen die ersten wurzellosen Formen, die im Jung-Pleistozän dominieren. Die *Cricetidae* waren nicht nur durch die echten Hamster (*Cricetus*, *Cricetinus*, *Allocricetus*, *Cricetulus*), sondern auch durch Mullmäuse (*Myospalacini*: *Myospalax*) und Rennmäuse (*Gerbillinae*: *Gerbillus*, *Meriones*) vertreten. Von den schon erwähnten Langschwanzmäusen (*Muridae*) seien *Apodemus*, *Rattus*, *Mus*, *Nesokia* und *Coryphomys* als wichtigste Gattungen genannt. Auch von den Wurzelratten (*Rhizomyidae*: *Rhizomys*) und den Blindmäusen (*Spalacidae*: *Spalax*, *Prospalax*) sind fast durchwegs nur rezente Gattungen bekannt. Die Stachelschweine (*Hystricidae*) waren mit *Hystrix*

in den Warmzeiten zeitweise auch in Mitteleuropa heimisch. Aus Ostasien (Südchina) ist *Atherurus* aus dem Jung-Pleistozän bekannt.

Die pleistozäne Raubtierfauna weicht weniger nach der Zusammensetzung als nach ihrer Verbreitung von der heutigen ab. Verschiedentlich waren — vor allem im ältesten und älteren Quartär — noch ausgestorbene Gattungen heimisch. So sind unter den Musteliden neben rezenten Gattungen, wie *Martes*, *Charronia*, *Gulo*, *Vormela*, *Mustela*, *Mellivora*, *Meles*, *Arctonyx* und *Lutra*, auch *Baranogale* und *Oxyvormela* als Banditisse sowie *Pannonicits* und *Enhydrichtis* als Grisoninen nachgewiesen. Die Amphicyoniden sind längst ausgestorben, unter den Ursiden sind neben Schwarzbären (Subgenus *Euarctos*) und Braunbären (Subgenus *Ursus*) im Ältestquartär noch die letzten Agriotherien (*Agriotherium*) heimisch gewesen. Von der Braunbärengruppe stirbt der von der Iberischen Halbinsel bis Griechenland bzw. Südrussland verbreitete Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) mit dem Jung-Pleistozän aus. Schwarzbären waren zu den Warmzeiten mit *Ursus thibetanus mediterraneus* bis nach Süd- und Mitteleuropa verbreitet. Eisbären (*Ursus maritimus*) erscheinen erstmalig im Jung-Pleistozän in Nordeuropa. Der Bambusbär (*Ailuropoda* = „*Ailureidopus*“) war im Pleistozän in Südostasien weit verbreitet (vgl. *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna des Altquartärs). Unter den Hundeartigen (Canidae) sind außer den im Ältestquartär bis nach Westeuropa vorkommenden Marderhunden (*Nyctereutes*) sowie fuchs-, schakal- und wolfsartigen Wildhunden (*Vulpes*, *Canis* einschließlich *Thos*) nun auch Rotwölfe (*Cuon*) und im Jungpleistozän Eisfuchse (*Alopex*) bekannt. Die Rotwölfe waren im älteren und jüngeren Quartär, die Eisfuchse im Jung-Pleistozän auch in Europa heimisch. Von den Feliden erscheinen nunmehr die Pantherkatzen (*Panthera*) neu. Sie differenzieren sich im Pleistozän zu Irbis und Leopard, Löwe und Tiger. Während Tiger (*Panthera tigris*) und Schneeleopard (*Uncia uncia*) auf Asien beschränkt blieben, waren Löwen (z. B. *P. leo spelaea*) und Leoparden (*P. pardus*) auch in Europa verbreitet. Neben den Pantherkatzen waren Geparde (*Acinonyx*) in Eurasien, Nebelparder (*Neofelis*) in Südostasien verbreitet. Dazu kommen die Kleinkatzen mit den Luchsen (*Lynx*), mit Wildkatzen (*Felis*) und den im Jung-Pleistozän auch in Europa heimischen Rohrkatzen (Subgenus *Chaus*). Schleichkatzen (Viverriden) sind verhältnismäßig selten. Es sind fast durchwegs rezente Gattungen (*Viverra*, *Herpestes*, *Vishnuictis*) bekannt geworden. Demgegenüber waren die Hyänen nicht nur durch Tüpfel- (*Crocuta*) und durch Streifenhyänen (*Hyaena*) in Eurasien verbreitet, sondern auch durch Verwandte der afrikanischen Schabrackenhyäne (*Hyaena brunnea*), nämlich durch *Hyaena perrieri*, in Europa heimisch. Dazu kommen die schlankbeinigen „Gepardhyänen“ (*Euryboas*), die wir bereits aus Nordamerika kennengelernt hatten. Sie verschwinden jedoch noch im Ältestquartär (*Villafranchium*) wieder. Tüpfel- (*Crocuta crocuta spelaea*) und Streifenhyänen (*Hyaena hyaena prisca*) waren im Jung-Pleistozän noch in Europa, erstere (*Cr. crocuta*) auch in Java verbreitet.

Unter den Lagomorphen dominieren die Leporiden mit *Hypolagus*, *Lepus* und *Oryctolagus* gegenüber den nur durch *Ochotona* und *Prolagus* vertretenen Pfeifhasen. Auf Korsika überlebt der *Prolagus*-Stamm bis ins frühe Holozän. Zwergpfeifhasen (*Ochotona pusilla*) waren im Jung-Pleistozän bis nach Mittel- und Westeuropa (England) verbreitet.

Die Paarhuferfauna bietet ein ähnliches Bild wie die Raubtierfauna. Im ältesten Quartär waren noch verschiedene ausgestorbene Gattungen, wie *Dicoryphochoerus*, *Sivachoerus*, *Tetraconodon*, *Metacervulus*, *Eucladoceros*, *Praealces* (= „*Libralces*“), *Gallogoral*, *Procampoceras* und *Leptobos* sowie *Sivacapra* und *Megalovis* verbreitet. Die rezenten Gattungen, besonders unter den erdgeschichtlich jungen Gruppen der Wildrinder (Bovinae) und der „modernen“ Caprinae, erscheinen meist erst im Alt-

bzw. Mittelquartär. Auch noch im Alt- bzw. Jungquartär waren ausgestorbene Genera wie *Praeovibos*, *Praemegaceros* (= „*Orthogonoceras*“) und *Megaloceros* bzw. *Sinomegaceros* in Europa bzw. Asien heimisch. Einzelne davon verschwinden erst am Ende des Pleistozäns (*Myotragus* auf den Balearen) bzw. im frühen Holozän (*Megaloceros* in Irland). Das Verbreitungsbild wichen zeitweise stark vom gegenwärtigen ab, indem *Ovibos*, *Rangifer*, *Hemitragus* und *Saiga* zu den Kaltzeiten, *Bubalus* und *Dama* hingegen zu den Warmzeiten bis nach Mittel- und Westeuropa verbreitet waren.

Von den Nichtwiederkäuern sind nur mehr Schweine und Flußpferde heimisch. Unter den Suiden sind neben *Potamochoerus* und *Sus* noch *Tetraconodon* als letzter Tetraconodontine, ferner *Dicoryphochoerus*, *Hippophyus* und *Sivachoerus* vom asiatischen Festland, *Celebochoerus* aus Celebes zu erwähnen. Vorübergehend waren afrikanische Suiden, wie *Metridiochoerus* und *Phacochoerus*, in Vorderasien (z. B. Israel) verbreitet. Die Wildschweine (*Sus scrofa*) des europäischen Villafranchium gehören der *Sus verrucosus*-Gruppe an, die gegenwärtig auf Südostasien beschränkt ist. Mit *Sus xiaozhu* ist eine Zwergform als Element der südostasiatischen *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna bekannt. Flußpferde (Hippopotamidae) waren im Pleistozän nicht nur in Südasien und Südeuropa verbreitet, sondern besiedelten in den Warmzeiten zeitweise auch klimatisch begünstigte Areale Mittel- (z. B. Rheintal) und Westeuropas (Frankreich, England). Von verschiedenen Mittelmeerinseln (Malta, Sizilien, Kreta) sind Zwergflußpferde des *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*)-Formenkreises bekannt (*H. minor*, *Phanourios*). Flußpferde (*Hippopotamus*) haben noch im Holozän im westlichen Kleinasiens (Israel) gelebt. Demgegenüber sind die pleistozänen Flußpferde Süd- und Südostasiens zur primitiven *Hexaprotodon*-Gruppe zu zählen.

Die Schwielensohler waren mit den Kamelen (*Paracamelus*, *Camelus*) bis in das östliche Europa verbreitet. Zwerghirsche (Tragulidae: *Tragulus*) und Moschustiere (Cervidae: *Moschus*) sind hingegen im Pleistozän auf Asien beschränkt geblieben. Unter den Cerviden sind noch weitere Stämme zu unterscheiden, von denen die Edelhirsche (*Cervus*) mit kronenlosen Formen (*Cervus acronatus*) im Altquartär und mit wapitiähnlichen Formen bzw. echten Kronenhirschen (*Cervus elaphus*-Gruppe) im Jung-Pleistozän auftreten. Dazu kommen Sambar- (Subgenus *Rusa*), Sika- (Subgenus *Sika*), Axis- (*Axis*) und Davidshirsche (*Elaphurus*) in Asien, Dam- (*Dama*) und Riesenhirse (*Megaloceros*, *Sinomegaceros*) in Eurasien. Davidshirsche (*Elaphurus*) waren noch im Jung-Pleistozän in Ostasien (einschließlich Japan) weit verbreitet. Rentiere (*Rangifer*) erscheinen erstmalig im Altquartär, während Rehe (*Capreolus*) und Elche (*Praealces*, *Alces*) bereits im Ältestquartär auftreten. Im Altquartär waren außerdem Steppenhirsche (*Praedama* = „*Dolichodoryceros*“, *Praemegaceros* = „*Orthogonoceros*“) verbreitet.

Unter den Hornträgern (Bovidae) ist eine ähnliche Formenfülle festzustellen. Im Ältestquartär sind neben Gemsenartigen (*Procampioceras*, *Gallogoral*, ? *Naemorhedus*, *Myotragus*) vor allem primitive Wildrinder (*Hemibos*, *Leptobos*, *Probubalus*, *Bubalus*, *Bison*) und Ziegenartige (*Sivacapra*, *Megalovis*) verbreitet. „Moderne“ Gattungen, wie *Bos*, *Bibos*, *Rupicapra*, *Ovis* und *Capra*, fehlen noch. Sie erscheinen erst im Alt- bzw. Mittelquartär. Verbreitungsgeschichtlich ist interessant, daß Wasserbüffel (*Bubalus*) und Thare (*Hemitragus*) noch im mittleren Pleistozän bis nach Mittel- bzw. Westeuropa und Steinböcke (Subgenus *Ibex*) bzw. Gemsen (*Rupicapra*) im Jung-Pleistozän nicht nur in Mitteleuropa (z. B. *Rupicapra* im Harz), sondern auch in Syrien (z.B. *Capra ibex*) heimisch waren. Reste von *Ovis* sind im allgemeinen sehr selten. Bemerkenswert ist auch, daß Himalaya-Blauschafe (*Pseudois*) im Jung-Pleistozän in China vorkamen. Moschusochsen (*Ovibos*, *Praeovibos*) erscheinen erstmalig im Altquartär. Mit *Soergelia* ist im europäischen Alt-Pleistozän ein Angehöriger der Euceratheriinen nachgewiesen, einer ausgestorbenen Paarhufergruppe, die bisher

nur aus dem Pleistozän Nordamerikas bekannt war. Die Bisonen waren im älteren Quartär durch Waldformen (*Bison schoetensacki*) und zu den Kaltzeiten mit langhörnigen Steppenformen (*B. priscus*) verbreitet. *Bison bonasus* erscheint erst im jüngsten Pleistozän.

Im Pleistozän treten erstmalig auch Tschiru- (*Pantholops*) und Saiga-Antilopen (*Saiga*) auf, von denen letztere im Jung-Pleistozän bis nach Westeuropa vorgedrungen sind. Gazellen sind durch *Gazella* und *Procapra*, Antilopen durch *Spirocerus* aus Ost- und Zentralasien sowie durch *Gazellospira* aus Europa nachgewiesen. In Südasien waren Nilgauantilopen mit *Boselaphus* und *Tetracerus* sowie ausgestorbene Gattungen (*Duboisia*, *Proboselaphus*), ferner die Gemsenartigen mit *Naemorhedus* und *Capricornis* verbreitet. Auch der Takin (*Budorcas*) ist aus dem Pleistozän Ostasiens bekannt geworden.

Gegenüber der Fülle von Paarhufern sind Angehörige der Unpaarhufer, wenn man von den Einhufern (Equidae) absieht, im Pleistozän ausgesprochen selten. Die Tapire verschwinden mit *Tapirus* im Ältestquartär in Europa, die Chalicotheriiden mit *Nestoritherium* in Asien (Djawa). Aus Südchina und Burma sind als Angehörige der *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna ausgesprochene Großformen (Subgenus *Megatapisirus*) bekannt geworden. Von den Nashörnern (Rhinocerotidae) überlebten nur die Elasmotherien (*Elasmotherium*), die Panzernashörner (*Rhinoceros*), die im jüngeren Pleistozän mit *Rhinoceros sondaicus* noch in ganz Süd- und Südostasien verbreitet waren, und der *Dicerorhinus*-Stamm. Letzterer war in ganz Eurasien verbreitet und hat auch Kaltsteppenformen (*Coelodonta*) hervorgebracht. *Dicerorhinus* ist mit *D. kirchbergensis* in Europa bis ins letzte Interglazial (Eem) nachgewiesen, während *Coelodonta antiquitatis* erst am Ende des Pleistozäns ausstirbt. Die Einhufer sind durch zahlreiche „Arten“ dokumentiert. Im Ältestquartär waren alttümliche, „zebroide“ (*Equus [Allohippus] stenoris*) und asinide Formen (*E. [Asinus] stehlini*) in Eurasien heimisch, erst im Altquartär werden die „caballinen“ Arten (z.B. *Equus [Equus] mosbachensis*) häufiger und die zebroiden verschwinden. Im Jung-Pleistozän waren neben *Equus* auch Wildesel (*Asinus*) und Pferdesel („*Hemionus*“) verbreitet. Als Angehöriger einer eigenen Linie wird *Equus (Hydruntinus) hydruntinus* angesehen, der noch zur Nacheiszeit in Mittel- und Osteuropa lebte.

Unter den Rüsseltieren dominieren nun die Elephantiden, nur in Süd- und Südostasien kommt den Stegodonten eine gleichwertige Rolle zu. Die Mastodonten (Gomphotheriiden) waren in Europa noch im Ältestquartär (z. B. *Anancus arvernensis*, *Mammuthus borsoni*), in Südasien anscheinend noch im Altquartär (*Gomphotherium bumiajuensis*) heimisch. Die vom westlichen Asien (Israel) über Südasien bis nach Japan verbreiteten Stegodonten sind durch zahlreiche Arten der Gattung *Stegodon* (mit mehreren Untergattungen) bekannt. Auf verschiedenen südostasiatischen Inseln (Flores, Timor, Sulawesi) waren richtige Zwergformen (*St. sompoensis*, *St. timorensis*) heimisch. Die Elefanten waren sowohl durch die *Elephas*-Gruppe (*Elephas* einschließlich *Palaeoloxodon*) als auch durch die Mammute (*Mammuthus* einschließlich *Archidiskodon*) vertreten. Letztere erscheinen erstmalig im jüngsten Pliozän in Eurasien mit *Archidiskodon*. Aus diesen entwickelt sich während des Pleistozäns die jungpleistozäne Kaltsteppenform *Mammuthus primigenius*, die über das zentrale und nördliche Eurasien verbreitet war und am Ende des Pleistozäns ausstirbt. Die im Altquartär in Europa erscheinenden Altelefanten (*Palaeoloxodon namadicus* = „*antiquus*“) sind demgegenüber Waldbewohner. Sie sind für die Warmzeiten kennzeichnend und verschwinden in Europa im letzten Interglazial. Sie haben im Pleistozän auf verschiedenen Mittelmeerinseln (z. B. Malta, Sizilien, Kreta, Zypern, Rhodos, Tilos) Zwergformen (*P. falconeri*, *P. melitensis*, *P. mnaidrensis*) hervorgebracht. Neuesten Befunden durch BACHMAYER & al. zufolge erscheint es nicht ausgeschlos-

sen, daß Zwergelefanten auf einzelnen Inseln (z. B. Tilos) bis ins Neolithikum überlebten.

Die Schliefer (Hyracoidea) sind durch Nachkommen pliozäner Pliohyraciden (*Postschizotherium*) aus Ostasien bekannt, während die Procaviiden mit *Procavia* auf das westliche Asien beschränkt waren. Letztere zeigen — zusammen mit anderen äthiopischen Elementen —, daß das westliche Asien im Pleistozän noch Teil der äthiopischen Region war.

Seekühe (Sirenen) sind nur durch spärliche Reste von Dugongiden aus Südostasien sowie aus Japan (? *Hydrodamalis*) nachgewiesen.

Damit ist eine Übersicht über die pleistozäne Säugetierfauna Eurasiens gegeben. Sie zeigt, daß es während des Pleistozäns nicht nur zum Verschwinden zahlreicher Stämme gekommen ist, sondern daß sich im Pleistozän vielfach erst die heute dominierenden Gruppen, wie Großkatzen, Wildrinder, Schafe und Ziegen, Einhufer, Wühlmäuse und Langschwanzmäuse, entwickelt haben. Abgesehen davon kam es während dieser Zeitspanne zu bedeutenden Arealverschiebungen, die durch den Wechsel von Kalt- und Warmzeiten bedingt sind. In Europa wirkte sich dieses Geschehen stärker aus als in Asien, da der Alpen-Karpatenboden und das Mittelmeer ein Ausweichen vieler Faunenelemente nach Süden weitgehend unmöglich machte, ganz abgesehen davon, daß die Inlandeisschilde zu den Kaltzeiten jeweils große Teile Europas bedeckten, während ganz Nord- und Zentralasien nur lokal vergletschert war. Dadurch wirkte sich der Wechsel von Kalt- und Warmzeiten in der asiatischen Fauna weniger stark aus als in Europa. Außerdem konnten in Ostasien die Faunen-elemente, dem Verlauf der Gebirgsketten entsprechend, zu den Kaltzeiten nach Süden ausweichen.

In Europa bleibt im späten Paläolithikum nach dem Abwandern von *Rangifer* nach Norden und von *Equus* nach Osten eine montan geprägte Restfauna mit *Capra ibex* erhalten. Im ältesten Holozän (Postglazial) stellt sich auch die rezente Fauna ein, die für Europa im wesentlichen eine Waldfauna mit Wildschwein, Reh, Rothirsch, Elch, Ur, Wisent, Braunbär, Luchs und Biber ist, zu denen noch Steinbock, Gemse und der Wolf als weitere Großformen kamen. Heute ist der Ur (*Bos primigenius*) längst ausgerottet, und Elch, Wisent, Braunbär, Wolf, Luchs und Biber sind auf „Restareale“ zurückgedrängt worden. Unter den Kleinsäugern sind *Sciurus*, Gliriden, *Apodemus* und *Crocidura* als kennzeichnende Elemente zu erwähnen.

Auch in Asien ist durch das Aussterben bzw. Verschwinden von Mammut, Wollhaarnashorn, Riesenhirsch und Moschusochsen im Norden, von Sivatherien, Stegodonten und Flußpferden im Süden die postglaziale Fauna als verarmte Pleistozänaufauna anzusprechen.

### 2.3. Die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere

Mit der Schilderung der gegenwärtigen Faunen und ihrer Geschichte sind die Grundlagen für den dritten Hauptteil geschaffen, der sich mit der Verbreitungsgeschichte der einzelnen Säugetierordnungen in systematischer Anordnung befaßt. Gegenüber der rein chronologischen Faunengeschichte kommt bei der Verbreitungsgeschichte den vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhängen eine besondere Bedeutung zu. Daß über die phylogenetischen Beziehungen im einzelnen oft unterschiedliche Auffassungen bestehen, erscheint verständlich und ist auch in den folgenden Kapiteln zu berücksichtigen.

### 2.3.1. Die Eierleger (Monotremata)

Die Eierleger (Ornithorhynchidae und Tachyglossidae) sind gegenwärtig auf die australische Region (Australien, Tasmanien und Neuguinea [einschließlich der Salawati-Insel im Nordwesten]) beschränkt. Es sind zweifellos Überlebende einer einst wohl artenreicheren Säugetiergruppe, die innerhalb der rezenten Säugetiere völlig isoliert steht. Die Kombination von altertümlichen, reptilhaften Merkmalen (Art der Fortpflanzung, Bau der weiblichen Geschlechtsorgane, ontogenetische Entwicklung, Ausbildung der Chromosomen und Spermien, Primordialcranium, Innenohr, Schultergürtel) mit sehr hochspezialisierten Eigenheiten (Gebißreduktion, Giftdrüsen, Stachelkleid bzw. horngesägte Kieferscheiden) lassen den langen, stammesgeschichtlichen Eigenweg und damit die frühzeitige Trennung von den übrigen Säugetieren erkennen. Auch der Bau der Gehörknöchelchen spricht dafür. Leider ist die Fossildokumentation nur sehr dürftig, so daß eine Verbreitungsgeschichte dieser Säugetiergruppe noch nicht geschrieben werden kann. Immerhin lassen die gegenwärtige Verbreitung und der Nachweis fossiler Formen einige Schlußfolgerungen in stammes- und verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht zu.

Die bisherigen Fossilfunde von Monotremen stammen ausschließlich aus der australischen Region. Die wenigen plio-pleistozänen und neuerdings auch miozänen Funde sind bis auf eine Ausnahme auf die rezenten Gattungen (*Ornithorhynchus*, *Zaglossus*, *Tachyglossus*) zu beziehen und weichen meist nur durch etwas größere Dimensionen von den heutigen Arten ab. Sie dokumentieren — zusammen mit den morphologischen Differenzen — die lang zurückliegende Trennung nicht nur der beiden rezenten Familien, sondern auch von *Tachyglossus* und *Echidna* innerhalb der Tachyglossidae. Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Einheit der Eierleger ist durch einzelne Synapomorphien (z. B. Giftdrüsen) gesichert.

Die einzige Ausnahme unter den Fossilfunden bildet *Obdurodon insignis* aus dem Mittel-Miozän der Etadunna-Formation (Pinpa-Fauna), nachdem *Ektopodon serratus* aus dem Miozän Südaustraliens sich als phalangeroider Beutler erwiesen hat. *Obdurodon* besitzt nach WOODBURN & TEDFORD weniger degenerierte Zähne als *Ornithorhynchus* und ist als Angehöriger der Ornithorhynchidae zu klassifizieren. Die Molaren zeigen eine entfernte Ähnlichkeit mit jenen vom Symmetrodonten, ohne daß damit jedoch die Herkunft der Monotremen von Triconodonten ausgeschlossen werden kann.

Die Stammes- und Verbreitungsgeschichte der Eierleger ist im wesentlichen mit zwei Problemen verknüpft. Sie betreffen einerseits ihre stammesgeschichtliche Herkunft, andererseits die Frage nach der Urheimat. Sind die Eierleger Nachfahren einer frühen Radiation der Säugetiere oder sind es Angehörige der Marsupionta i. S. von GREGORY, d. h. nur neotenische Beuteltiere, wie es nach der Gregoryschen Palimpsest-Theorie anzunehmen ist? Ferner, wo war ihr Entstehungsgebiet?

Beide Fragen sind miteinander verknüpft. Wie neue Funde mesozoischer Säugetiere in den letzten Jahren vermuten lassen, unterscheiden sich die im Gebiß weitgehend voneinander differenzierten Triconodonta, Docodonta und Multituberculata sowie auch die Monotremata durch die abweichende Zusammensetzung der seitlichen Schädelwand (Lamina anterior des Petrosums) von den Theria (= Meta- und Eutheria). Daher faßt KERMACK die Triconodonten, Docodonten, Multituberculaten und Monotremen als Prototheria (= Non-Theria) zusammen und stellt sie den Theria (i. w. S.) gegenüber. Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, würde dies praktisch den frühen phyletischen Eigenweg der Eierleger bzw. Prototheria und damit die Abspaltung von den übrigen Säugetieren spätestens in der jüngeren Triaszeit bedeuten.

Damit wäre auch die Herkunft von Beuteltieren, die erst neuerdings wieder durch W. G. KÜHNE auf Grund einer angenommenen Homologisierung des Gebisses vertreten wurde, widerlegt. Auch der Bau des Gehirns, das Fehlen der Cochlea und das postcraniale Skelett lassen eine Ableitung von Beuteltieren nicht zu. Die Triconodonten, Docodonten und Multituberculaten sind bisher nur von der nördlichen Hemisphäre bekannt geworden (mesozoische Säugetierfundstellen sind von der Südhalbkugel kaum bekannt). Da jedoch zur Trias- und zur Jurazeit entsprechend der damaligen Pangaea Landwirbeltiere (z. B. Therapsida) weit verbreitet waren, ist anzunehmen, daß dies auch für die Prototheria (i. w. S.) gilt. Die Annahme eines von den Prototheria (i. w. S.) unabhängigen Eigenweges hängt wesentlich davon ab, ob die Umbildung von Quadratum und Articulare (+ Präarticulare) zu Gehörknöchelchen unabhängig von jener bei den Theria erfolgt ist. Da dies noch nicht endgültig geklärt ist, kann ihr eigentliches Entstehungsgebiet auch nicht präzisiert werden. Dennoch ist das heutige Verbreitungsareal der Eierleger als Rückzugsgebiet zu bezeichnen, in dem es dank der Separation der australischen Region und dem Fehlen von direkten Konkurrenten und der ökologischen Einnischung zum Überleben dieser eigenartigen Säugetiere gekommen ist. Über eine etwaige einstige Radiation der Eierleger im Mesozoikum bzw. älteren Tertiär lassen sich mangels von Fossilfunden keine konkreten Aussagen machen.

Wie Fossilfunde von *Zaglossus* vom australischen Festland (z.B. Queensland) zeigen, ist das gegenwärtige Verbreitungsgebiet (Neuguinea) dieser Gattung als Rückzugsgebiet anzusehen, wie es auch für verschiedene Beuteltiere (z. B. Peramelidae) zutrifft.

### 2.3.2. Die Beuteltiere (Marsupalia)

Die Beuteltiere besitzen durch ihre Ontogenese, Brutpflege (meist Brutbeutel für die Neugeborenen) und die Genitalmorphologie eine Sonderstellung innerhalb der Säugetiere. Sie kommt bereits taxonomisch im Namen Metatheria zum Ausdruck. Unter den rezenten Mammaliern nehmen sie tatsächlich eine Art Mittelstellung zwischen den Prototheria und den Eutheria (Placentalia) ein. Sie sind gegenwärtig durch mehr als zehn Familien vertreten, die mindestens fünf Überfamilien angehören und die auf die australische Region (Tasmanien, Australien und Neuguinea samt Nachbarinseln, einschließlich Sulawesi = Celebes) und die Neue Welt beschränkt sind. Demnach ist ihr gegenwärtiges Verbreitungsbild ein typisches Beispiel einer Disjunktion. Die Beuteltiere zählen zugleich zu einer AS-Gruppe (Australien-Südamerika).

Die Verbreitungsgeschichte der Beutler ist mit zahlreichen Problemen verknüpft. Die wichtigsten betreffen den Ursprung und die Verbreitung. Bilden die Beuteltiere die Schwestergruppe der Placentalia, wie es nach der derzeitigen Fossildokumentation den Anschein hat, oder nehmen sie nicht nur morphologisch, sondern auch phylogenetisch eine Zwischenstellung zwischen den eierlegenden Monotremen und den Placentaliern ein? Wie bereits oben erläutert wurde, sind die Marsupalia echte Theria. Dennoch bleibt die Frage offen, ob sie tatsächlich die Schwestergruppe der Eutheria bilden. Eine Beantwortung dieser Frage ist engstens mit dem erdgeschichtlichen Alter der Marsupalia verknüpft und damit zugleich mit der Frage nach dem Ursprungsbereich (nördliche oder südliche Hemisphäre).

Die derzeit ältesten Beuteltierreste — es sind Backenzähne, die morphologisch Beutelrattenzähnen entsprechen — stammen aus der jüngsten Unterkreide (Alb) von Nordamerika (Didelphidae: *Holoclemensia* aus dem Trinity-Sanden von Forest-

burg, Texas). Sie treten gleichzeitig mit Formen auf, die als Eutheria klassifiziert werden (*Pappotherium*).

Die nächst jüngeren Beuteltierreste sind aus der Ober-Kreide von Nord- (Belly River- und Lance-Formation) und von Südamerika (Peru) bekannt. Es sind durchwegs Angehörige der Didelphoidea. Die nordamerikanischen Beutler zeigen eine ziemliche Arten- und Formenfülle, die bereits in der Zahl der Familien (Didelphidae: *Alphadon*, *Glasbius*; Pediomyidae: *Pediomys*; Stagodontidae = „Didelphodontidae“: *Didelphodon*, *Thlæodon* und *Eodelphis*) zum Ausdruck kommt. Aus der jüngsten Kreidezeit von Südamerika sind bisher Didelphiden (*Alphadon*) und Pediomyiden bekannt geworden. Angesichts der damaligen paläogeographischen Situation eine überraschende Feststellung. Die Zuordnung der Deltatheridiidae (*Deltatheroides*, *Deltatheridium*) aus der Ober-Kreide der Mongolei zu Beuteltieren beruht auf gemeinsamen Primitivmerkmalen, die darüber nichts aussagen. Das heißt, daß die ältesten Marsupialia aus der Neuen Welt bekannt sind.

Demnach wäre — selbst wenn der eigentliche Ursprung der Beuteltiere noch weiter zurückliegen sollte — die Neue Welt als das eigentliche Entstehungsgebiet anzusehen. Damit ist zugleich das Problem der Ausbreitung verbunden. Gegenwärtig werden drei Hypothesen vertreten. 1. Südostasienroute, 2. Antarktisroute und 3. Transpazifische Ausbreitung. Die letztgenannte Hypothese ist praktisch auszuschließen. Die Asienroute, wie sie etwa von SIMPSON vertreten wird, ist nicht nur wegen des Fehlens fossiler und rezenter Beuteltiere in Asien äußerst unwahrscheinlich, sondern auch nach dem gegenwärtigen Verbreitungsbild abzulehnen. Die am weitesten nach Westen hin zur orientalischen „Region“ verbreiteten Beuteltiere sind artlich nicht von Neuguinea-Beutlern verschieden. Die in Neuguinea heimischen Beutler sind entweder erdgeschichtlich junge Elemente (z. B. Phalangeridae, Baumkänguruhs), oder es handelt sich, wie bei den Perameliden, um ökologisch bedingte Rückzugsgebiete. Die noch vor wenigen Jahren als undiskutabel abgelehnte Antarktis-Route ist durch die neuen paläogeographischen Erkenntnisse praktisch gesichert. Wie SIMPSON gezeigt hat, lassen sich die australischen Beuteltiere von neuweltlichen Didelphiden ableiten. Nach den bisherigen Fossilfunden erfolgte die Ausbreitung von Nordamerika nach Südamerika in der Ober-Kreidezeit durch sog. „island-hopping“ und von dort über die Antarktis nach Australien. Die Antarktis und Australien haben sich erst im Alt-Tertiär (? Alt-Eozän) getrennt, die Antarktis war damals nicht vereist. Zeitpunkt und Ausbreitungsweg erklären auch das Fehlen von Beuteltieren in Afrika. Der afrikanische Kontinent war von Südamerika zur Ober-Kreidezeit bereits durch den Südatlantik, der sich seit der „mittleren“ Kreide zu öffnen begann, getrennt.

Das Vorkommen von Beutelratten (*Peratherium*) im Tertiär Europas erklärt sich gleichfalls aus der einstigen paläogeographischen Situation. Nordamerika und Europa bildeten bis zum Alt-Eozän einen einheitlichen Kontinent, der Nordatlantik existierte damals noch nicht, so daß sich Landtiere über die Spitzbergen-Route von Nordamerika nach Europa ausbreiten konnten. Europa war damals durch das östliche des Ural gelegene Obikmeer und die Turgaistraße im Süden von Asien getrennt. Die Beuteltiere starben in Nordamerika und Europa im Miozän aus. Die heutigen Beuteltiere Nordamerikas sind erst im Jung-Pleistozän mit den Beutelratten (*Didelphis virginiana*) wieder nach Nordamerika gelangt und haben in jüngster Zeit bereits die Grenze nach Kanada überschritten.

Die Verbreitungsgeschichte der Beuteltiere wird nur im Zusammenhang mit den stammesgeschichtlichen Beziehungen verständlich. Die Beuteltiere werden verschiedentlich (RIDE, HALTENORTH) als Angehörige mehrerer Ordnungen aufgefaßt. Wie jedoch synapomorphe Merkmale (z. B. Fortpflanzungsmodus, Zahnwechsel)

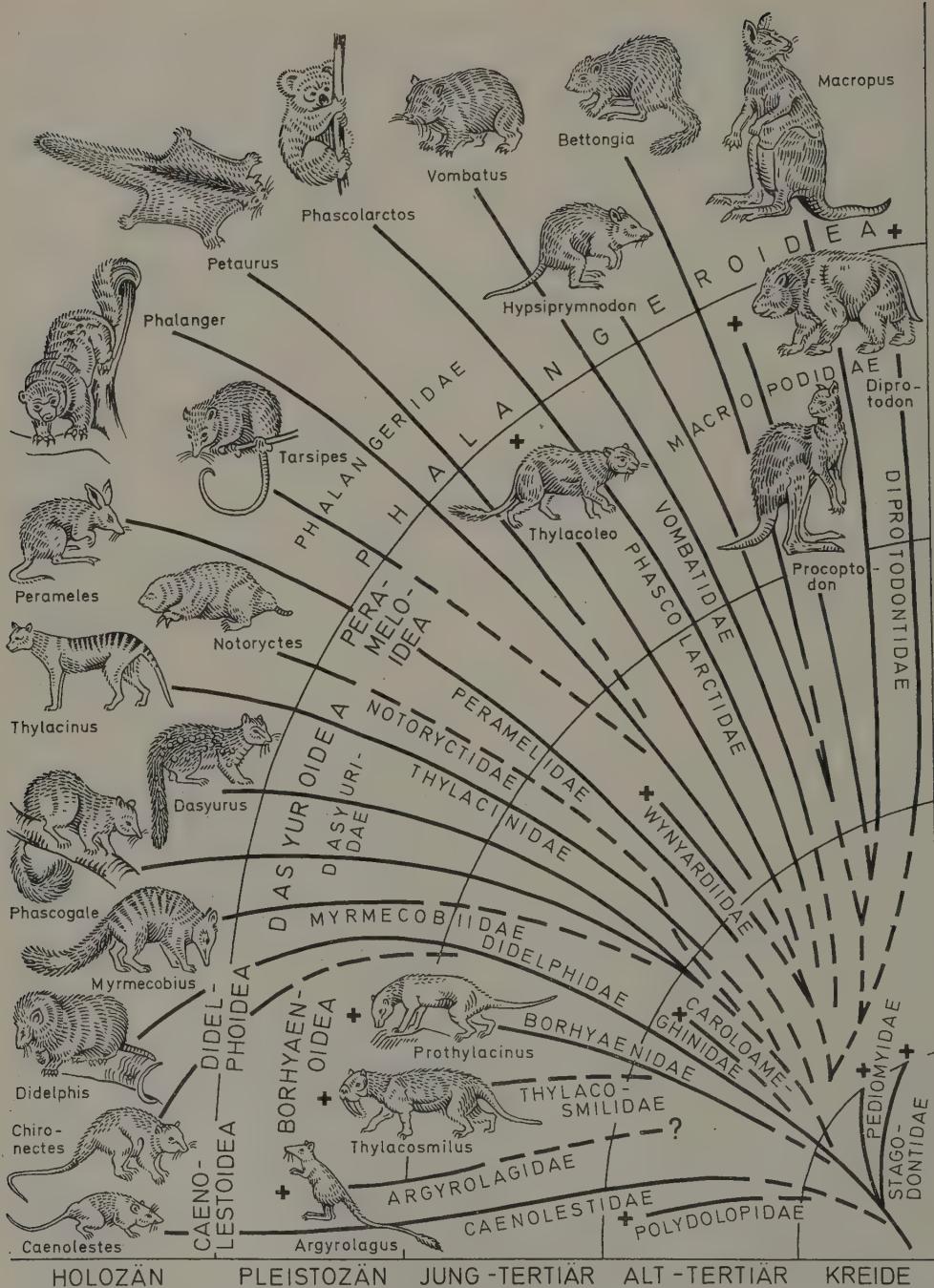


Abb. 68. Die Evolution der Beuteltiere. Übersicht über die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Marsupialia. Caenolestoidea, Didelphoidea und Borhyaenoidea als weitgehend neuweltliche, Dasyuroidea, Perameloidea und Phalangeroidea als australische Elemente. Necrolestidae und Groeberiidae nicht berücksichtigt.

zeigen, handelt es sich um eine natürliche Einheit, deren Vielfalt auf zahlreichen Lebensformtypen beruht, die mit dem Fehlen von Konkurrenten (in der australischen Region) erklärt werden kann.

Innerhalb der Beutler lassen sich die Didelphoidea, Borhyaenoidea, Caenolestoidea, Dasyuroidea, Perameloidea und Phalangeroidea unterscheiden. Didelphoidea, Borhyaenoidea und Caenolestoidea sind auf die Neue Welt beschränkt (mit Ausnahme der Beutelratten, die auch in Europa heimisch waren), während die Dasyuroidea, Perameloidea und Phalangeroidea ausschließlich in der australischen Region (einschließlich Sulawesi = Celebes) vorkommen.

Die wichtigsten Radiationszentren der Beuteltiere waren Nordamerika (zur Ober-Kreidezeit) sowie Südamerika und Australien im Tertiär. Auf die Arten- und Formenfülle der Ober-Kreidebeutler Nordamerikas wurde bereits oben hingewiesen. Zur Tertiärzeit entfalteten sich in Südamerika in einer Phase der geographischen Isolation die Beuteltiere zu einem Arten- und Formenreichtum, von dem gegenwärtig nur wenige Arten erhalten geblieben sind (Abb. 68). Dem Entstehen des Panama-Isthmus im jüngsten Tertiär folgte im Pleistozän eine Ausbreitung nach Zentral- und Nordamerika. Das Eindringen placentaler Säugetiere (z.B. Raub-, Huf- und Nagetiere) führte zum Aussterben zahlreicher Beuteltiere, wie MARSHALL gezeigt hat.

Unter den **Didelphoidea** bilden die Beutelratten (Didelphidae) den Hauptstamm, aus denen sich nicht nur die Caroloameghiniden mit *Caroloameghinia* im Eozän, sondern auch die Borhyaenoidea entwickelt haben. Innerhalb der Didelphiden sind außer den auf die Neotropis beschränkten Microbatheriinen (*Ideodelphys*: Eozän, *Microbatherium*: Miozän) und Sparassocyninae die Didelphinae zu unterscheiden. Nach REIG gehören die rezenten Gattungen *Caluromys*, *Glironia* und *Dromiciops* den Microbatheriinen an. Mit *Sparassocynus* aus dem Pliozän sind nach REIG & SIMPSON wieselartig spezialisierte Beutelratten bekannt geworden. Die Didelphiinae sind mit zahlreichen Gattungen (*Protodidelphis*, *Didelphopsis*, *Marmosopsis*) im Alt-Tertiär, mit *Paradidelphis*, *Didelphis*, *Marmosa* und *Lutreolina* im Jung-Tertiär Südamerikas nachgewiesen. Im Quartär haben sich außer *Didelphis* u. a. auch *Marmosa*, *Metachiroops* und *Chironectes* nach Zentralamerika ausgebreitet. Mit *Necrolestes patagoniensis* aus dem Miozän (Santacrucense) und *Argyrolagus* bzw. *Microtragulus* aus dem Plio-Pleistozän sind weitere, hochspezialisierte Beuteltiere genannt, die als Angehörige eigener Familien (Necrolestidae bzw. Argyrolagidae) zu klassifizieren sind, ohne daß ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Überfamilien geklärt ist. *Necrolestes* ist ein subterranean lebender Beutler, die Argyrolagiden hingegen sind springmausähnlich spezialisierte Beuteltiere.

Die **Borhyaenoidea** haben zur Tertiärzeit die Raubtiere in Südamerika vertreten, die erst im jüngsten Miozän mit den Procyoniden (*Cyonasua*) nach Südamerika gelangten. Es lassen sich marder-, hunde-, hyänen- und säbelzahnkatzenähnliche Formen unterscheiden, die gegenwärtig gänzlich ausgestorben sind. Ihre Ähnlichkeit mit rezenten australischen Raubbeutlern (Dasyuridae) hat seinerzeit und auch in jüngster Zeit wieder zur Annahme direkter verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen südamerikanischen und australischen Raubbeutlern geführt. Es sind jedoch nach SIMPSON Parallelerscheinungen. Die Borhyaeniden lassen sich von kreidezeitlichen Didelphiden ableiten. Sie erscheinen mit *Patene* im Paleozän und haben während des Tertiärs wolfs- (*Prothylacinus*), marder- (*Cladosictis*), hyänen- (*Borhyaena*) und katzenähnliche Typen (*Chasicostylus*) hervorgebracht. Nach MARSHALL lassen sich die Hathlyacyninae, Prothylacinae, Borhyaeninae und Proborhyaeninae mit mehreren Linien unterscheiden. Jungtertiäre Abkömmlinge von Borhyaeniden sind die Säbelzahnbeutler, die von MARSHALL als Angehörige einer eigenen Familie (Thylacosmilidae) abgetrennt werden. Es lassen sich zwei Linien (*Achlyscictis*, *Notos-*

*milus* und *Thylacosmilus*) unterscheiden. Sie verschwinden mit dem Erscheinen echter Säbelzahnkatzen (*Smilodon*) im ältesten Pleistozän (Uquiense).

Einen frühzeitig abgespaltenen Stamm bilden die **Caenolestoidea**, die gegenwärtig nur durch die Opossumratten (Caenolestidae) mit drei Gattungen (*Caenolestes*, *Rhyncholestes* und *Lestoros*) auf disjunkte Reliktareale in den Anden beschränkt sind, zur Tertiärzeit jedoch viel arten- und formenreicher in Südamerika verbreitet waren. Die Caenolestiden waren einst nicht nur durch die Caenolestinen mit *Pseudohalmarhiphus* (Oligozän), *Stilotherium* (Miozän) und *Zygolestes* (Pliozän) heimisch, sondern auch durch die ausgestorbenen Palaeothentinae (*Palaeothentes*, *Acdestis* im Oligo-Miozän) und Abderitinae (*Abderites* im Oligo-Miozän) vertreten. Es sind durchwegs pseudo-diprotodonten Beutler, die nicht näher mit den australischen Diprotodontia verwandt sind. Mit den Polydolopiden (*Polydolops* und *Eudolops*) haben sie jedoch bereits im Eozän Formen hervorgebracht, die durch Kammzähne im Backengebiß wesentlich höher spezialisiert waren als die rezenten Caenolestiden. Das Gebiß erinnert an jenes von Känguruhratten, mit denen sie allerdings nicht näher verwandt sind. Bei *Groeberia* (Fam. *Groeberiidae*) aus dem Oligozän war sogar ein richtiges Nagegebiß ausgebildet. Damit ist angedeutet, daß zur Tertiärzeit in Südamerika die Beuteltiere formenreich vertreten waren.

Die australischen Beutler waren einst auch etwas formenreicher verbreitet. Ihre Fossilgeschichte läßt sich leider nur bis ins jüngste Oligozän zurückverfolgen. Aus dem ältesten Miozän sind bereits Angehörige sämtlicher Großgruppen (Dasyuroidea, Perameloidea und Phalangeroidea) mit insgesamt sieben Familien nachgewiesen. Sie bestätigen, daß die Radiation der australischen Beutler bereits im Alt-Tertiär erfolgt sein muß.

*Wynyardia* aus dem ältesten Miozän Tasmaniens und Australiens (Fam. *Wynyardiidae*) ist kein Phalangeride aus der Verwandtschaft von *Trichosurus*, sondern eine Gattung, die sich nach RIDE in zahlreichen Merkmalen intermediär zwischen Didelphiden und Phalangeriden verhält. Weder die gegenwärtige Verbreitung der Raubbeutler (Dasyuridae) als Hauptgruppe der Dasyuroidea noch die spärlichen Fossilfunde lassen eindeutige Schlußfolgerungen über Entstehungs- und Ausbreitungszentren zu. Gegenwärtig sind Dasyuriden in Australien, Neuguinea und Tasmanien verbreitet. Von den Beutelmäusen (Phascogalinae) sind die primitiven *Murexia*, *Phascolosorex* und *Dasy cercus* auf Neuguinea beschränkt. Die spezialisierten, springmausähnlichen Phascogalinen (*Dasyuroides*, *Sminthopsis*, *Antechinomys*) sind fast ausschließlich australischer Verbreitung, was jedoch im wesentlichen ökologisch bedingt ist. Unter den Beutelmardern (Dasyurinae) zählt *Sarcophilus* zur evolviertesten Gattung. Der Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) ist kein Angehöriger der Dasyuriden, sondern einer eigenen Familie (Thylacinidae), die bereits im Miozän von den Dasyuriden getrennt war. *Thylacinus* war noch im Pleistozän und frühen Holozän in ganz Australien (*Th. spelaeus*, *Th. breviceps* usw.) und auch in Neuguinea verbreitet. Zuletzt wurde der Beutelwolf lebend noch für Tasmanien angegeben. *Thylacinus* und *Sarcophilus* waren in vorhistorischer Zeit auch in Westaustralien heimisch. Sie haben die große aride Phase auf dem australischen Festland überlebt. Die vom Menschen verursachten Buschbrände sowie die Konkurrenz durch den Dingo haben den Beutelwolf immer mehr zurückgedrängt und sein Aussterben beschleunigt.

Ameisenbeutler (*Myrmecobius fasciatus*) und Beutelmull (*Notoryctes typhlops*) sind entfernt mit Raubbeutlern verwandt. Als hochspezialisierte Angehörige von Seitenlinien sind sie als Vertreter eigener Familien (Myrmecobiidae und Notoryctidae) zu bewerten, die durch Ernährung (Myrmecophagie bei *Myrmecobius*) bzw. subterrane Lebensweise (*Notoryctes*) stark von den übrigen Dasyuroidea abweichen. Die Ähn-

lichkeit von *Notoryctes* mit *Necrolestes* aus dem Miozän Patagoniens bzw. den afrikanischen Goldmullen (Chrysochloriden) ist eine Parallelerscheinung.

Die Verbreitung der Nasenbeutler (Peramelidae) als einzige Vertreter der **Perameleoidea** läßt sich insofern mit jener der Beutelmäuse vergleichen, als die primitiveren Formen (*Peroryctes*, *Microperoryctes* und *Echymipera*) hauptsächlich auf Neuguinea, die spezialisierteren Gattungen (*Perameles*, *Thylacomys* [= „*Macrotis*“] und *Chaeropus*) auf Australien beschränkt sind. *Rhyncholemes prattorum* von der Insel Ceram kann nach TATE von *Echymipera* abgeleitet werden und zeigt somit den auch für die Kletterbeutler gültigen „trend“ zur Ausbreitung von Neuguinea westwärts. Die wenigen Fossilfunde (*Ichnodon* aus dem Pliozän, *Perameles*, *Thylacomys* und *Thylacis* aus dem Pleistozän Australiens) sagen über die Verbreitungsgeschichte nichts aus.

Die Kletterbeutler (Phalangeridae) bilden die Stammgruppe der **Phalangeroidea** (= Diprotodontia). Für sie ist die Diprotodontie des Vordergebisses charakteristisch. Weitere Angehörige der Phalangeroidea sind die Phascolarctiden, Vombatiden, Macropodiden und Diprotodontiden. Es ist die arten- und formenreichste Großgruppe unter den australischen Beuteltieren. Die Aufspaltung der einzelnen Familien war im Miozän bereits vollzogen.

Die Phalangeriden sind gegenwärtig in der australischen Region weit verbreitet und sind von Tasmanien, Australien und Neuguinea ebenso bekannt wie von Sulawesi (= Celebes), Timor und Ceram im Westen, dem Bismarck-Archipel und den Salomonen im Osten Neuguineas. Die Besiedlung der indonesischen Inselwelt erfolgte von Neuguinea aus. Auch Timor wurde von *Phalanger orientalis* nicht direkt vom australischen Festland aus erreicht, sondern von Neuguinea aus über Ceram, Buru und Wetar. Innerhalb der Phalangeriden sind mehrere Stammlinien zu unterscheiden, von denen die australischen Gattungen *Trichosurus*, *Cercaertus* (= „*Dromicia*“), *Eudromicia* und *Acrobates* sich in zahlreichen Merkmalen am ursprünglichsten verhalten. Die fast ausschließlich auf Neuguinea beschränkten Streifenbeutler (*Dactylopsila* einschließlich *Dactylonax*) sind durch den verlängerten 4. Finger und das diprotodonte Vordergebiß einseitig spezialisiert. Der australische Rüsselbeutler (*Tarsipes spencerae*), der sich zum Nektarfresser entwickelt hat, ist nach RIDE vermutlich eine junge phyletische Seitenlinie. Für die artenreiche Gattung *Phalanger* (Kuskus) war Neuguinea ein Radiationszentrum, von dem einzelne Arten als „Inselhüpfer“ sich westwärts bis Timor, andere wieder (z.B. *Phalanger orientalis breviceps*) bis auf die Salomonen ausbreiteten. Flugbeutler (*Acrobates*, *Petaurus*, *Schoinobates*) haben sich mehrfach unabhängig voneinander als echte Gleitflieger entwickelt, wie sie sonst nur bei den Nagetieren und den Riesengleitern bekannt sind. Eine seitliche Flughaut (*Plagiopatagium*) ermöglicht den Gleitflug. Als weitere hochspezialisierte, verschiedentlich als Angehörige einer eigenen Familie klassifizierte ausgestorbene Phalangeriden sind die *Thylacoleoninae* zu erwähnen. *Thylacoleo carnifex* ist ein nahezu löwengroßer Beutler des Jung-Pleistozäns Australiens, der wegen seiner secodonten Gebißspezialisierung meist als Fleischfresser angesehen wird. Es ist ein abgeleiteter Phalangeride, dessen Linie nach CLEMENS & PLANE mit *Wakaleo* bereits im Jung-Tertiär nachgewiesen ist. *Thylacoleo* starb am Ende des Pleistozäns aus.

Die gegenwärtig mit dem Koala (*Phascolarctos cinereus*) nur auf disjunkte Reliktareale in Victoria, Neu Süd-Wales und Queensland beschränkten Phascolarctiden waren einst in Australien verbreitet. Der Koala ist eine ausgesprochen monophage Form, die wegen ihrer Ernährung ausschließlich auf Eukalyptuswälder angewiesen ist. *Litokoala* und *Perikoala* aus dem Miozän dokumentieren den frühen phyletischen Eigenweg der Koalas, die sich von primitiven Phalangeriden ableiten lassen.

Die Plumpbeutler oder Wombats (Vombatidae = „*Phascolomyidae*“) zählen neben den Känguruhs und dem Beutelwolf zu den evolviertesten Beuteltieren. Es

sind terrestrische Formen, die disjunkt auf dem australischen Festland und in Tasmanien verbreitet sind. *Rhizophascolonus* aus dem Miozän belegt die bereits in vor-miozäner Zeit erfolgte Abspaltung von den Phalangeriden. *Rhizophascolonus* besitzt bewurzelte Backenzähne. Bei den rezenten Wombats (*Vombatus* und *Lasiorhinus*) sind die Backenzähne wurzellos, bei *Lasiorhinus* auch die Schneidezähne, so daß bei dieser Gattung echte Nagezähne ausgebildet sind. Aus eiszeitlichen Ablagerungen sind Großformen (*Phascolonus*, *Ramsayia*) bekannt, die als stammesgeschichtliche Seitenlinien anzusehen sind. Die disjunkte Verbreitung der rezenten Wombats ist auf die nacheiszeitliche Austrocknung zurückzuführen.

Die Känguruhs (Macropodidae einschließlich „Potoroidae“) sind die artenreichste Familie innerhalb der Phalangeroidea. Sie sind gegenwärtig über ganz Australien, Tasmanien, Neuguinea und einige Nachbarinseln (Aru, Bismarck-Archipel) von Regenwäldern bis zur offenen Steppe verbreitet. Die Macropodiden sind fast ausschließlich terrestrisch lebende Beutler. Die wenigen baumbewohnenden Arten (Baumkänguruhs: *Dendrolagus*) sind zweifellos sekundär arboricole Formen. Die Känguruhs sind (mit Ausnahme von *Hypsiprymnodon*) ausgesprochene Pflanzenfresser, die — zusammen mit den Diprotodontiden — in der australischen Region die Rolle der Huftiere übernommen haben. Innerhalb der Macropodiden lassen sich die im allgemeinen etwas primitiveren Rattenkänguruhs (Potoroinae) und die spezialisierten eigentlichen Känguruhs (Macropodinae) sowie die ausgestorbenen Sthenurinae unterscheiden. Die Rattenkänguruhs sind auf das australische Festland und Tasmanien beschränkt. Von den Macropodinen sind fast durchwegs nur stark spezialisierte Formen (*Dendrolagus*, *Dorcopsis* einschließlich *Dorcopsulus*) in Neuguinea heimisch. Nach dem gegenwärtigen Verbreitungsbild haben die Macropodiden Neuguinea von Australien her erst im jüngsten Tertiär erreicht. Potoroinae und Macropodinae waren bereits im Miozän getrennt, sie lassen sich jedoch auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückführen. Aus dem Pleistozän sind Großformen bekannt (*Propleopus*), die morphologisch *Hypsiprymnodon* nahestehen. Die sonstigen eiszeitlichen Potoroinae gehören rezenten Gattungen (*Bettongia*, *Potorous*, *Aepyprymnus*) an. Sie sind verbreitungsgeschichtlich nur insofern von Bedeutung, als sie die einst weitere Verbreitung auf dem australischen Festland belegen.

Die Macropodinae waren im Pleistozän gleichfalls durch Großformen vertreten (z.B. *Macropus titan*, *M. ferragrus*), die erst im Holozän ausgestorben sein dürften. *Protemnodon*, eine *Wallabia* nahestehende Gattung, war im Plio-Pleistozän in Australien und Neuguinea verbreitet. Sie läßt sich gemeinsam mit *Wallabia* auf *Prionotemnus* zurückführen. Abgesehen von den oben erwähnten Baum- und Buschkänguruhs sind gegenwärtig nur einzelne Arten von *Thylogale* und *Wallabia* aus Neuguinea bekannt.

Die nur ausgestorben bekannten Kurzschnauzenkänguruhs (Sthenurinae) waren noch höher spezialisiert als die Macropodinen. Es waren ausgesprochen kurzschnauzige Känguruhs mit monodactylen Hinterextremitäten, die mit *Sthenurus* und *Procoptodon* im Pleistozän richtige Riesenformen hervorgebracht haben, die im aufgerichteten Zustand über 3 Meter Höhe erreichten (*Procoptodon goliah*). Reste von Sthenurinen aus dem Jung-Miozän (*Hadronomas*) bestätigen die damals bereits vollzogene Trennung von den Macropodinen.

Die letzte Gruppe innerhalb der Phalangeroidea bilden die Diprotodonten (Diprotodontidae). Einst nur durch pleistozäne Großformen (*Diprotodon*) bekannt, haben Funde in jüngster Zeit nicht nur das hohe eingeschichtliche Alter dieser Beutler gezeigt, sondern auch zum Nachweis mehrerer Stammlinien geführt. Bereits im Miozän sind die Palorchestinae, Zygomaturinae und die Nototheriinae zu unterscheiden, zu denen im Plio-Pleistozän noch die Diprotontinae kommen. Die Palorchestinae

erscheinen als primitivste Diprotodonten im oligo-miozänen Grenzbereich mit *Pitheciania* und *Ngapakaldia*. Die Diprotodonten waren quadrupede Beutler, wie vollständige Skelette von *Diprotodon* aus dem Jung-Pleistozän zeigen. Diprotodonten waren im Pliozän auch in Neuguinea (Zygomaturinae: *Kolopsis*, *Kolopoides*) und im Pleistozän in Tasmanien (*Palorchestes*) heimisch. Mit *Bematherium* erscheinen die Nototheriinae im ältesten Miozän. *Pyramios* aus dem Mio-Pliozän vermittelt morphologisch und zeitlich zu der auch in Tasmanien heimischen Gattung *Nototherium* des Plio-Pleistozäns. *Meniscocephalus* aus dem Pliozän, *Euryzygoma* und *Eugenmia* aus dem Pleistozän sind weitere Nototheriinen. Die nur durch *Diprotodon* vertretenen Diprotodonten stehen den Nototheriinen am nächsten. Sie starben im Jung-Pleistozän vermutlich in Zusammenhang mit der zunehmenden Aridität in Australien aus. Die ursprünglichen Werte von 6570 Jahren haben sich als irrig erwiesen.

### 2.3.3. Die Insektenfresser (Insectivora)

Die Verbreitungsgeschichte der Insektenfresser ist mit verschiedenen, auch gegenwärtig nur zum Teil gelösten Problemen verknüpft. Sie betreffen nicht nur Umfang und Abgrenzung dieser primitiven Säugetiere, aus denen sich die übrigen placentalen Säuger entwickelt haben, sondern auch die stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der Insectivora. Diese Problematik kommt auch in den verschiedenen Systemen der einzelnen Autoren zum Ausdruck. Während GILL die rezenten Insektenfresser nach der Ausbildung des Backengebisses in die Zalambdodonta (Chrysocoridae, Tenrecidae und Solenodontidae) und in die Dilambdodonta (übrige Insectivora) gliederte, unterschied HAECKEL nach dem Fehlen bzw. Vorhandensein des Blinddarms die Lipotyphla und die Menotyphla (Tupaiidae und Macroscelididae). Wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, bilden weder die Zalambdodonten noch die Menotyphla natürliche Einheiten. Beides ist auch in verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht wesentlich, da sowohl „Zalambdodonta“ als auch „Menotyphla“ disjunkt verbreitet sind. Die Chrysocoridae und Tenrecidae sind auf Afrika und Madagaskar, die Solenodontiden auf Westindien beschränkt. Die Tupaiiden sind gegenwärtig in Südostasien heimisch, die Macroscelididen hingegen in Afrika.

Die Spitzhörnchen (Tupaiidae) und die Rüsselspringer (Macroscelididae) unterscheiden sich nicht nur durch das höhere Evolutionsniveau von den eigentlichen Insektenfressern (Lipotyphla), sondern auch untereinander sehr wesentlich, so daß sie am besten als eigene Ordnungen von den Insectivora abgetrennt werden. Dies gilt auch für die Riesengleiter (Cynocephalidae), die hier als eigene Ordnung (Dermoptera) gewertet werden. Demnach bleiben nur die Lipotyphla als Insektenfresser übrig (Abb. 69). Dazu kommt jedoch eine Reihe fossiler Gruppen, die einst als (Sub-) Primaten klassifiziert wurden bzw. heute meist als eigene Gruppen (z. B. Anagalida, Apatotheria) abgetrennt werden.

In diesem Zusammenhang sind nur die Lipotyphla samt ihren fossilen Wurzelgruppen (z. B. Leptictidae) berücksichtigt. Die Gliederung innerhalb der Lipotyphla erfolgt nicht einheitlich. Hier sind folgende Unterordnungen unterschieden: Chrysocorida, Tenrecomorpha, Erinaceomorpha und Soricomorpha.

Die nur durch die Goldmulle (Chrysocoridae) vertretenen Chrysocorida sind ausschließlich auf die äthiopische Region beschränkt. Vermeintliche Chrysocoridae aus dem Jung-Tertiär Südamerikas (z. B. *Necrolestes*) haben sich als Angehörige der Beuteltiere erwiesen. Die gegenwärtig nur südlich der Sahara verbreiteten Gattungen

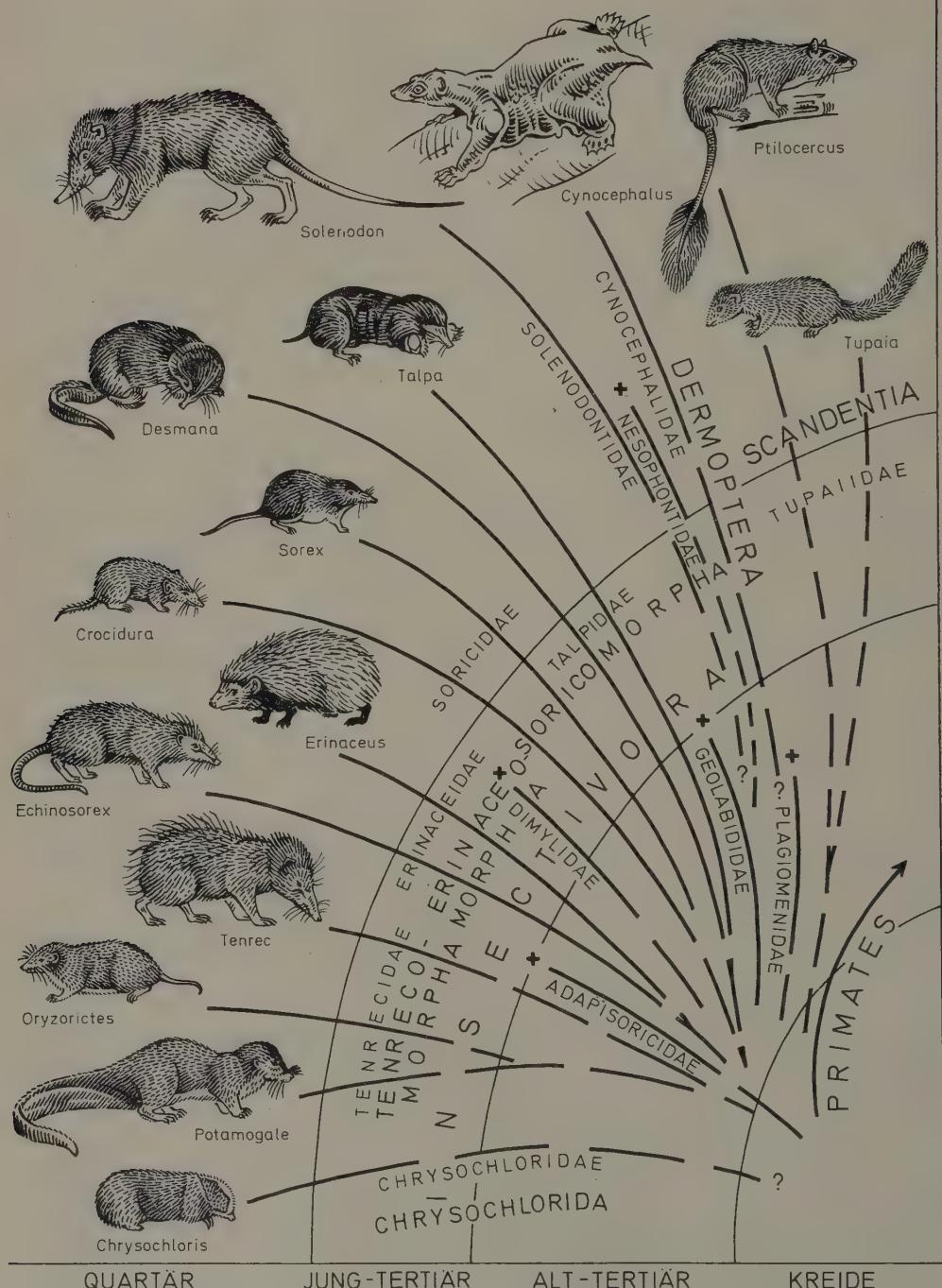


Abb. 69. Die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Insectivora (Lipotyphla) und die Ableitung der Dermoptera, Scandentia und Primates. Aufspaltung in der Kreidezeit bzw. im frühesten Tertiär.

(z. B. *Amblysomus*, *Chrysochloris*, *Eremitalpa*) sind maulwurfähnliche Insektenfresser mit entsprechenden Anpassungen an eine subterrane, grabende Lebensweise. Sie sind — wie der Bau von Schädel, Gebiß und der Grabhand zeigt — nicht näher mit den Maulwürfen verwandt. Sie haben frühzeitig ihren Eigenweg genommen, was durch das Vorkommen von *Prochrysochloris* aus dem älteren Miozän Ostafrikas bestätigt wird, einer bereits hochspezialisierten Chrysochloridengattung. Nähere Beziehungen zu den gleichfalls äthiopisch verbreiteten Tenreciden bestehen nicht.

Die Tenreks (Tenrecidae einschließlich „Potamomalidae“) als einzige Angehörige der **Tenrecomorpha** sind — wie bereits erwähnt — ebenfalls auf die äthiopische Region beschränkt, jedoch disjunkt verbreitet (Zentralafrika und Madagaskar). Sie haben wohl auch sehr früh ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen, doch sind auf Grund serologischer Affinitäten zu den Igelartigen basale Beziehungen zu den Erinaceomorphen anzunehmen. Die Tenreciden sind — wenn man von den etwas höher evoluierten Potamogalinen absieht — auf einem sehr niedrigen Evolutionsniveau stehengeblieben. Taxonomisch lassen sich die Tenrecinae (z. B. *Tenrec*, *Setifer*, *Echinops*, *Hemicentetes*), die Oryzoryctinae (z. B. *Oryzoryctes*, *Microgale*, *Limnogale*), Geogalinae (*Geogale*) und die Potamogalinae (*Potamogale*, *Micropotamogale*) unterscheiden. Die gegenwärtig auf Madagaskar beschränkten Tenrecinae, Geogalinae und Oryzoryctinae zeigen einen Formenreichtum, der nur durch die Isolation Madagaskars und das dadurch bedingte Fehlen ökologischer Konkurrenten verständlich wird. Sie haben spitzmaus- (*Microgale*, *Geogale*), wasserspitzmaus- (*Limnogale*), igel- (*Tenrec*, *Echinops*), maulwurfs- (*Oryzoryctes*) und mausähnliche Formen (*Geogale*) hervorgebracht, die zeigen, daß die Radiation dieser Tenreciden auf Madagaskar stattgefunden hat. Nach der Zusammensetzung der madagassischen Säugetierfauna und der paläogeographischen Situation ist anzunehmen, daß die Säugetiere per Drift auf die Insel gelangten. Aus Madagaskar selbst sind nur Funde aus quartären Ablagerungen bekannt, die verbreitungsgeschichtlich kaum von Bedeutung sind. Wichtig sind Fossilfunde aus dem älteren Miozän Ostafrikas (*Protenrec*, *Geogale*, *Erythrozootes*), die jedoch einige Probleme in verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht aufwerfen. *Protenrec* und *Erythrozootes* sind primitive Tenreciden mit einigen Merkmalen, die zwischen Tenreciden und Potamogalinen vermitteln. *Geogale alertis* aus dem Miozän Ostafrikas ist generisch nicht von *Geogale aurita* zu trennen. Dies würde bedeuten, daß *Geogale* sich frühzeitig von den übrigen Tenreciden getrennt hat und anscheinend unabhängig von diesen nach Madagaskar gelangt ist. Die Potamogalinen sind spezialisierte Tenreciden. Über ihre Abtrennung als eigene Familie läßt sich diskutieren. Mit *Micropotamogale* (einschließlich *Mesopotamogale*) sind Formen bekannt, die zwischen primitiven Tenreciden (Oryzoryctinae) und *Potamogale* morphologisch vermitteln. Die Ähnlichkeiten mit dem Wassertenrek (*Limnogale*) aus Madagaskar sind Parallelerscheinungen. Immerhin sprechen die Fossilfunde aus Ostafrika für eine einstige Radiation der Tenreciden auch auf dem afrikanischen Festland.

Die **Erinaceomorpha** sind als zentrale Gruppe innerhalb der Lipotyphla anzusehen, von der die Soricomorpha (einschließlich Talmorphida) und wohl auch die Tenrecomorpha abzuleiten sind. Mit den Leptictiden (z. B. *Kennalestes*, *Gypsonictops*, *Procerberus*) sind die Erinaceomorphen bereits in der Ober-Kreidezeit auf der Nordhemisphäre nachgewiesen. Aus ihnen haben sich im Alt-Tertiär die Adapisoriciden (z.B. *Adapisorex*, *Leptacodon*, *Amphilemur*, *Tupaiaodon*) und die Nyctitheriiden (z. B. *Nyctitherium*, *Saturninia*) entwickelt, unter denen die Stammformen der Igelartigen (Erinaceidae) zu suchen sind. Ihr Erstauftreten wird entsprechend der unterschiedlichen Abgrenzung nicht einhellig beurteilt. Innerhalb der Erinaceidae sind die primitiven Rattenigel (Echinosoricinae = Galericinae) und die evolvierten

Stacheligel (Erinaceinae) zu unterscheiden. Die Rattenigel (z. B. *Echinosorex* = „*Gymnura*“, *Hylomys*) sind gegenwärtig auf Südostasien, die Stacheligel (z. B. *Erinaceus*, *Atelerix*, *Hemiechinus*) auf Eurasien und Afrika (ohne Japan, Ceylon und Madagaskar) beschränkt, d. h. die Erinaceiden sind heute ausschließlich altweltlicher Verbreitung. Wie die Fossildokumentation zeigt, waren Ratten- und Stacheligel im Tertiär auch in Nordamerika, erstere überdies im Jung-Tertiär auch in Afrika verbreitet. Die ältesten Rattenigel erscheinen mit *Neurogymnurus* im älteren Oligozän Europas, die Stacheligel mit *Amphechinus* (= „*Palaeoerinaceus*“ = „*Palaeosacptor*“) im Alt-Oligozän Eurasiens. Im Mittel-Oligozän dürften sie über die damals landfeste Beringbrücke bereits Nordamerika erreicht haben (? *Proterix*). Im Jung-Tertiär Nordamerikas konnten sie wiederholt nachgewiesen werden (Echinocricinae: *Lanthanotherium*, *Ocajila*; Erinaceinae: *Amphechinus*, *Metechinus*, *Brachyerix*, *Parvericius*). Afrika haben Ratten- (*Galerix*) und Stacheligel (*Amphechinus*, *Gymnurechinus*, *Protechinus*) gleichfalls schon im Miozän besiedelt. Mit *Erinaceus* treten „moderne“ Stacheligel erstmals im Mittel-Miozän auf. Für diese Zeit ist auch der Erwerb des Stachelkleides bei den Erinaceinae anzunehmen. Mit dem Jung-Tertiär sind nicht nur die Rattenigel aus Nordamerika, Europa und Afrika verschwunden, sondern auch die Stacheligel aus Nordamerika. Die Ursachen des Verschwindens sind nur zum Teil durch Klimaänderungen bedingt.

Als phyletischer Nebenstamm seien noch die Dimyliidae des europäischen Oligo-Miozäns erwähnt, deren systematische Stellung diskutiert wird (Erinaceomorpha, Soricomorpha). Sie sind durch die zunehmende Gebißspezialisierung (Exodaenodontie und Reduktion der M 3) charakterisiert. Nach HÜRZELER lassen sich zwei Hauptlinien (Dimyliinae mit *Exodaenodus*, *Dimylus*, *Cordylodon* und *Metacordylodon*; Plesiodimyliinae mit *Plesiodimylus*) unterscheiden. Sie verschwinden mit dem Ende des Miozäns wieder.

Innerhalb der Soricomorpha sind die Soricoidea und die Talpoidea auseinanderzuhalten, die gegenwärtig artenreich vertreten sind. Abgrenzung und Zuordnung einzelner Fossilgruppen erfolgen nicht einheitlich, indem etwa letztere verschiedentlich als Angehörige der Erinaceomorpha klassifiziert werden, sofern sie nicht überhaupt als eigene Unterordnung (Talpomorpha) bewertet werden. Aber auch über die Ableitung einzelner Gruppen (z. B. Solenodontidae) besteht keineswegs Einhelligkeit. Es ist verständlich, daß entsprechend dieser unterschiedlichen systematisch-phylogenetischen Auffassungen auch die Verbreitungsgeschichte verschieden beurteilt wird. Die Spitzmäuse (Soricidae) sind die gegenwärtig am weitesten verbreitete Familie. Sie finden sich in ganz Eurasien, Afrika und Madagaskar, Nord- und Zentralamerika sowie im nordwestlichen Südamerika. Sie fehlen lediglich der australischen Region, der Antarktis und den arktischen Inseln. Innerhalb der rezenten Soriciden werden die Rotzahn- (Soricinae) und die Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) unterschieden, sofern man nicht die afrikanischen Panzerspitzmäuse (*Scutisorex*) als Angehörige einer eigenen Unterfamilie abtrennt. Letztere sind spezialisierte Vertreter der Crocidurinen (Scutisoricini), die *Sylvisorex* nahestehen. Während der Schwerpunkt der eher kälteliebenden Soricinae die Holarktis und die nördliche neotropische Region bilden, sind die mehr wärmeliebenden Crocidurinae gegenwärtig in der Paläotropis formenreich entwickelt, ohne jedoch der Paläarktis zu fehlen. Die Neue Welt haben die Crocidurinae anscheinend aus klimatischen Gründen nicht erreicht. REPPENNING nimmt für die Crocidurinen den Ursprung auf der südlichen Hemisphäre (Afrika) an. Mit den Heterosoricinae in Europa und Nordamerika (*Quercysorex*, *Dinosorex*, *Heterosorex*, *Trimylus*, *Pseudotrimylus*, *Domnina* = „*Amphisorex*“) und den Limnoecinae in Nordamerika (*Limnoecus*, *Angustidens*) im Oligo-Miozän sind weitere Soricidengruppen genannt, von denen erstere für nähere faunistische Be-

ziehungen zwischen Nordamerika und Europa sprechen. Die Soricinen treten erstmalig mit *Crocidosorex* (= „*Oligosorex*“) im Oligozän, die Crocidurinen mit *Soricella* und *Miosorex* im älteren Miozän Europas auf. *Sorex* erscheint erst im Pliozän. Im Jung-Tertiär und im Quartär entwickeln die Soricinen mehrere Stämme (Blarinini, Soricini, Neomyini und Allosoricini) mit einer Artenfülle, deren Formenverschiedenheit ihren Ausdruck in zahlreichen Gattungsnamen gefunden hat. Von diesen Gattungen sind die meisten (z. B. *Drepanosorex*, *Dimylosorex*, *Petenya*, *Zelceina*, *Paracryptotis*, *Shikamainosorex*, *Blarinoides*, *Petenyiella*, *Beremendia*, *Nesiotes*, *Hesperosorex*) wieder ausgestorben. Besonders bemerkenswert ist *Allosorex* aus dem Villafranchium Europas mit stark schneidend ausgebildeten Unterkieferbackenzähnen. Verbreitungsgeschichtlich interessant ist das Vorkommen von Verwandten der gegenwärtig auf dem ostasiatischen Festland heimischen Gattung *Anourosorex* im Mio-Pliozän Europas (*Paranourosorex*, *Amblycoptus*, *Anourosorex*) bzw. im Pleistozän Japans, ferner der Nachweis von *Diplomesodon fossorius* im Pleistozän Südwestafrikas als nächst verwandter Art von *D. pulchellus* aus Osteuropa und Kasachstan sowie jener von *Myosorex* im Jung-Miozän Nordafrikas.

Problematisch ist nach wie vor die Herkunft der Schlitzrüssler (Solenodontidae) von Westindien. Es sind insulare Großformen (*Solenodon* einschl. „*Atopogale*“), die ursprünglich von den einst als Tenreciden klassifizierten Apterodontinen des nordamerikanischen Alt-Tertiärs abgeleitet wurden, jetzt aber entweder mit den alttertiären Geolabidinen (? Adapisoricidae) oder mit den Nesophontiden in Verbindung gebracht werden. Die Nesophontiden (*Nesophontes*) sind bisher gleichfalls nur von den Großen Antillen bekannt geworden. Sie sind erst im Holozän ausgestorben.

Nicht weniger problematisch ist die Verbreitungsgeschichte der Maulwürfe (Talpidae), wie bereits die wechselnde taxonomische Gliederung und die unterschiedlichen Auffassungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge vermuten lassen. Gegenwärtig sind die Talpiden auf der nördlichen Hemisphäre disjunkt verbreitet (große Teile Eurasiens, einschließlich Südostasiens und Japans; pazifisches und östliches Nordamerika). Abgesehen von der unterschiedlichen Wertung der einzelnen Untergruppen wird die Situation bei den Fossilformen dadurch enorm erschwert, daß die Zugehörigkeit von Gebiß- und Humerusresten nur in den seltensten Fällen gesichert ist. Der Humerus ist taxonomisch noch wichtiger als das Gebiß, da die Vorderextremität den Maßstab für den Anpassungsgrad an das Graben bildet, der sehr unterschiedlich ist. Innerhalb der rezenten Maulwürfe werden bis zu fünf Unterfamilien unterschieden, die von den primitiven spitzmausähnlichen Ohrenspitzmaus-Maulwürfen (*Uropsilus soricipes*) bis zu den „echten“ Maulwürfen (Talpinae) reichen. Verschiedentlich werden jedoch die Sternmulle (*Condylura*) und die „Scalopinae“ nur als Tribus der Talpinae gewertet. Unter Einschluß der Fossilformen läßt sich folgende Gliederung in Übereinstimmung mit HUTCHISON vornehmen, wobei die „Proscalopiden“ Nordamerikas, die im Gliedmaßenbau stark abweichen, als Schwestergruppe der übrigen Talpiden und nicht als eigene Familie gewertet werden: Proscalopinae, Gaillardiinae, Uropsilinae, Desmaninae und Talpinae (mit den Condylurini, Scalopini, Urotrichini, Scaptonychini und Talpini). Als älteste Talpidenform gilt *Eotalpa* aus dem Alt-Oligozän (Ludien) Europas. Es sind Zahnreste, die keine nähere systematische Zuordnung zulassen.

Die aus dem Oligozän-Miozän Nordamerikas bekannten Proscalopinen (*Proscalops*, *Oligoscalops*, *Mesoscalops*) verschwinden im Jung-Miozän wieder. Die Gaillardiinae (*Gaillardia*, *Hydroscapheus*) aus dem nordamerikanischen Pliozän vertreten ökologisch die Desmane in der Neuen Welt. Die gegenwärtig auf das südliche Ostasien beschränkten Uropsilinae (*Uropsilus*) sind im Miozän durch *Mystipterus* aus Nordamerika und (?) *Desmanella* aus Europa nachgewiesen. Die rein paläarktischen

Desmane (Desmaninae), die heute disjunkt verbreitet sind (*Galemys*: Iberische Halbinsel; *Desmana*: Südrussland), erscheinen mit *Mygatalpa* im Oligozän Europas. Es sind Wasserbewohner, wie Ruderschwanz, Borstensäume und Schwimmhäute an den Extremitäten zeigen. Sie waren im Jung-Tertiär und Pleistozän mit verschiedenen Gattungen (z. B. *Asthenoscapter*, *Mygalea*, *Mygalinia*, *Desmagale*, *Desmana*) in ganz Europa heimisch. Sie zeigen, daß das gegenwärtige Verbreitungsgebiet ein Schrumpfareal ist. Unter den Talpinae, die sich zu subterranean Wühlern entwickelt haben, sind mehrere Stämme zu unterscheiden. Die erdgeschichtlich ältesten Genera sind *Myxomysale*, *Paratalpa* und *Geotrypus* aus dem mittleren und jüngeren Oligozän Europas. Es sind Angehörige der Primitivgruppe (Urotrichini bzw. Scaptonychini), die gegenwärtig mit *Urotrichus* und *Scaptonyx* in Ostasien und mit *Neurotrichus* in Nordamerika beheimatet sind. Tiergeographisch interessant ist der Nachweis von *Geotrypus* im Miozän von Sardinien, der auf eine einstige Verbindung mit dem europäischen Festland hinweist. Damit steht die nach geophysikalischen Befunden anzunehmende einstige Position Sardiniens (und Korsikas) und deren seitherige Rotation gegen den Uhrzeigersinn in Einklang.

Die Scalopini erlebten im Jungtertiär Nordamerikas eine richtige Radiation (z. B. *Domininoides*, *Hesperoscalops*, *Scalopus*), sind jedoch auch aus dem eurasischen Jung-Tertiär bekannt (z. B. *Proscapanus*, *Scalopoides*). Angehörige der gegenwärtig auf Nordamerika beschränkten Sternmulle (Condylurini: *Condylura*) werden neuerdings auch aus dem europäischen Pliozän gemeldet. Sie lassen sich von Scalopini ableiten. Mit den Talpini sind die altweltlichen Maulwürfe genannt, die mit *Talpa* in Europa seit dem Mittel-Miozän, mit *Scaptochirus* und *Mogera* in Asien seit dem Pliozän dokumentiert sind. Es sind durchwegs hochspezialisierte subterrane Wühler mit zu Grabschaufeln umgeformten Händen. Sie sind im späten Alt-Tertiär aus primitiven Talpinen (Urotrichini) hervorgegangen. Afrika haben die Talpiden nie besiedelt. Dürfte ursprünglich die Tethys eine Ausbreitung auf die südliche Hemisphäre verhindert haben, so dürften es später wohl die Goldmulle als ökologische Konkurrenten in Afrika gewesen sein.

### 2.3.4. Die Rüsselspringer (Macroscelidea)

Wie bereits im vorherigen Kapitel auseinandergesetzt, werden die Rüsselspringer hier als eigene Ordnung von den Insektenfressern abgetrennt. Anatomische Befunde machen eine Abstammung von primitiven erinaceomorphen Formen wahrscheinlich. Wie Fossilfunde dokumentieren, haben die Macroscelidea frühzeitig ihren phyletischen Eigenweg genommen. Die ausschließlich in Afrika heimischen Rüsselspringer sind vorwiegend Tagtiere, die im Aussehen etwas den Springmausbeutlern (*Antechinomys*) bzw. Springmäusen (*Dipodomys*, *Dipus*) ähneln. Schon dadurch unterscheiden sie sich bedeutend von den Spitzhörnchen, mit denen sie als Augentiere in der Evolutionshöhe vergleichbar sind und mit denen sie durch HAECKEL als Menotyphla vereinigt wurden. Das Backengebiß ist durch die Molarisierung der Prämolaren und die Hypsodontie der Molaren hochspezialisiert und läßt sich mit jenem von Huftieren vergleichen. Die rezenten, meist zu einer Familie (Macroscelididae) vereinten Rüsselspringer sind gegenwärtig disjunkt in Afrika verbreitet (Nordwestafrika: *Elephantulus rozeti*; Zentral-, Ost- und Südafrika: übrige Macroscelididen). Es sind zwei Stämme zu unterscheiden, die Rüsselhündchen mit *Rhynchocyon* und die Elefantenspitzmäuse mit *Petrodomus*, *Macroscelides*, *Elephantulus* und *Nasilio*). Die Rüsselspringer erscheinen mit *Metoldobotes* im Alt-Oligozän Nordafrikas, was die Autochthonie der Macroscelidea in Afrika unterstreicht. *Pseudorhynchocyon* aus dem Alt-Tertiär Europas ist nach SIGÉ ein Angehöriger der Leptictiden. Fossilfunde aus dem Jung-Tertiär

Afrikas (z. B. *Rhynchocyon*, *Myohyrax*, *Protypotheroides*) bestätigen nicht nur den einstigen Formenreichtum, der auch noch im Pleistozän andauerte (*Mylomygalinae*: *Mylomygale*), sondern auch die frühe Aufspaltung in *Rhynchocyoninae* und *Macroscelidinae*. Die völlig ausgestorbenen *Myohyraciden* (*Myohyrax* einschließlich *Protypotheroides*) wurden ursprünglich als Angehörige der Schliefer (*Hyracoidea*) klassifiziert, bis PATTERSON ihre Zugehörigkeit zu den *Macroscelidea* erkannte. Ihre familiemäßige Abtrennung wird diskutiert. *Palaeothentoides* aus dem Pliozän von Südwestafrika ist kein Beuteltier, sondern ein Angehöriger der *Macroscelididen*. Damit ist ein tiergeographisches Problem geklärt.

### 2.3.5. Die Riesengleiter (Dermoptera)

Die Riesengleiter oder Kolugos (Cynocephalidae) sind gegenwärtig auf die orientalische Region beschränkt. Es sind zwei Arten (*Cynocephalus* [= „*Galeopithecus*“] *temmincki* und *C. volans*) zu unterscheiden, die von Indochina über Malaysia und Indonesien bis auf die Philippinen verbreitet sind. Die Riesengleiter sind herbi- und frugivore Gleitflieger, die ähnlich den Flughörnchen und Flugbeutlern eine seitliche Flughaut (Plagiopatagium) entwickelt haben (vgl. Abb. 69). Ein Dactylopatagium wie bei den Chiropteren ist nicht ausgebildet. In manchen Merkmalen (z. B. Schädel) ähneln sie Halbaffen, worauf auch der Name Flattermakis oder „flying lemurs“ hindeutet, doch erlaubt die Merkmalskombination weder eine Zuordnung zu den Primaten noch zu den Insektenfressern. Serologisch ist *Cynocephalus* als Primate zu klassifizieren, was die wurzelnahen Beziehungen zu diesen Säugetieren unterstreicht und dem der Überbegriff Archonta Rechnung trägt, der die Primates, Scandentia, Dermoptera und Chiroptera umfaßt. Die Plesiadapiformes als älteste Primaten lassen sich mit den Plagiomeniden als Dermopteren auf eine gemeinsame Wurzel zurückführen.

Über die stammesgeschichtliche Herkunft der Dermoptera wird insofern diskutiert, als verschiedene Säugetiere aus dem Alt-Tertiär von Nordamerika und (?) Europa (Plagiomenidae mit *Planetetherium* [Jung-Paleozän] und *Plagiomene* [Alt-Eozän]; *Elpidophorus* [Mittel-Paleozän], ? *Placentidens* [Alt-Eozän]) als primitive Dermoptera angesehen werden. Der „trend“ zur kammförmigen Differenzierung der Vorderzähne und das Kaumuster der Backenzähne sind nach ROSE für die Zuordnung ausreichend. Eine Auffassung, die durch Schädelreste von Plagiomeniden noch zu bestätigen wäre. Immerhin wäre damit ein Ursprung der Dermopteren im damaligen Euro-Amerika wahrscheinlich gemacht. Weitere Aussagen über die Verbreitungsgeschichte sind in Ermangelung sonstiger Fossilfunde nicht möglich.

### 2.3.6. Die Spitzhörnchen (Scandentia)

Auch die Spitzhörnchen werden hier als Angehörige einer eigenen Ordnung klassifiziert. Ursprünglich als menotyphile Insectivora angesehen, wurden sie später meist als (Sub-)Primaten bewertet. Die im Aussehen etwas an Eichhörnchen erinnernden Säuger haben nämlich verschiedene Merkmale mit Halbaffen gemeinsam. Auch serologisch sind die Affinitäten zu Primaten größer als zu Insektenfressern. Bedeutende Unterschiede im Bau der Fetalmembranen, der Embryogenese und im Verhalten machen jedoch eine Zuordnung zu den Primaten unmöglich. Nicht weniger gravierend sind die Unterschiede gegenüber den *Macroscelidea*, mit denen sie durch HAECKEL als Menotyphla zusammengefaßt wurden. Sie können zwar in mancher

Hinsicht als lebende Modelle früher Primaten angesehen werden, doch erscheint es vom taxonomischen Standpunkt aus nach der Merkmalskombination eher gerechtfertigt, sie als eigene Ordnung (Scandentia) abzutrennen. Dadurch wird zugleich der Parallelentwicklung zu den Primaten Rechnung getragen (vgl. Abb. 69).

Die einzigen rezenten Vertreter sind die Spitzhörnchen (Tupaiidae). Sie sind auf die orientalische Region beschränkt. Es sind kleine tagaktive, terrestrisch oder arboricol lebende Säuger mit gut entwickeltem Gesichtssinn. Sie sind Krallenkletterer und keine Greifkletterer. Innerhalb der Tupaiidae verhält sich *Ptilocercus* als einziger Angehöriger der Ptilocercinae etwas primitiver als die Tupaiinae (z. B. *Tupaia*, *Anathana*, *Dendrogale*). Die stammesgeschichtliche Herkunft der Spitzhörnchen ist zwar mangels entsprechender Fossilfunde (? *Adapisoriculus* Paleozän Europas; ? Siwalik) noch in Dunkel gehüllt, doch dürften sie auf der nördlichen Hemisphäre entstanden sein. Die einst mit den Tupaiiden in Verbindung gebrachten Anagaliden aus dem Alt-Tertiär Asiens sind keine Angehörigen der Scandentia.

### 2.3.7. Die Herrentiere (Primates)

Die Verbreitungsgeschichte der Primaten ist dank der guten Fossildokumentation sowie morphologisch-anatomischer und serologischer Befunde in weiten Bereichen geklärt, dennoch steht nicht nur eine grundsätzliche Frage, nämlich die stammesgeschichtliche Einheit der Affen (Simiae), zur Diskussion, sondern es gibt noch einige weitere verbreitungsgeschichtliche Probleme.

Die rezenten Primaten sind eine morphologisch gut abgrenzbare Gruppe, als deren Schlüsselmerkmale die Greifhand und der „trend“ zum stereoskopischen Sehen gelten können. Bei Fossilformen ist die Abgrenzung gegenüber den Insectivoren schwierig, wie die wechselnde Zuordnung einzelner Familien (z. B. Apatemyidae, Picodontidae, Carpolestidae) erkennen lässt. Nach den Fossilfunden zu urteilen, haben mehrfache Radiationen zu einer wiederholten Formenfülle geführt, wie sie gegenwärtig für die Affen zutrifft.

Die Primaten sind in der Jetztzeit — wenn man von den hier nicht berücksichtigten Hominiden absieht — in der Neotropis, der Paläotropis und der südlichen Paläarktis (Südchina, Japan) disjunkt verbreitet. Zur Tertiärzeit waren sie auch in Nordamerika und Europa sowie weiten Teilen Asiens heimisch. Unter den rezenten Primaten unterscheidet man die Halbaffen und die Affen. Nach morphologisch-anatomischen Untersuchungen bilden die Halbaffen (Lemuren, Galagos, Loris und Koboldmakis) jedoch keine natürliche Einheit, sondern nur eine Gruppe mit annähernd gleichem Evolutionsniveau. Sie bestätigen mit dem Bau der Fetalmembranen, der Placentation und des Schädels die auf POCOCK zurückgehende Gliederung der Primaten in die Strepsirhini (mit Philtrum) und die Haplorhini (Abb. 70).

Die Strepsirhini umfassen die Lemuriformes und die Lorisiformes, während den Haplorhini nicht nur die Tarsiiformes, also Halbaffen, sondern auch die Affen (Simiae = Anthropoidea) angehören. Innerhalb der Affen lassen sich die Neuwelt- (Platyrrhini) und die Altweltaffen (Catarrhini) unterscheiden. Zu diesen rezenten Primaten kommen noch zahlreiche Fossilformen, die dokumentieren, daß im Alt-Tertiär als Ergebnis einer ersten Radiation eine Fülle von Primaten (Plesiadapiformes) existierte, die neben primitiven Merkmalen (Schädel, postcraniales Skelett) im Gebiß hochspezialisiert waren, was sie als phyletischer Seitenzweig bzw. Schwestergruppe der übrigen Primaten ausweist.

Diese Plesiadapiformes (= „Paromomyiformes“) sind zugleich die ältesten Primaten. Sie erscheinen mit den Paromomyiden (= „Phenacolemuridae“: *Purga-*

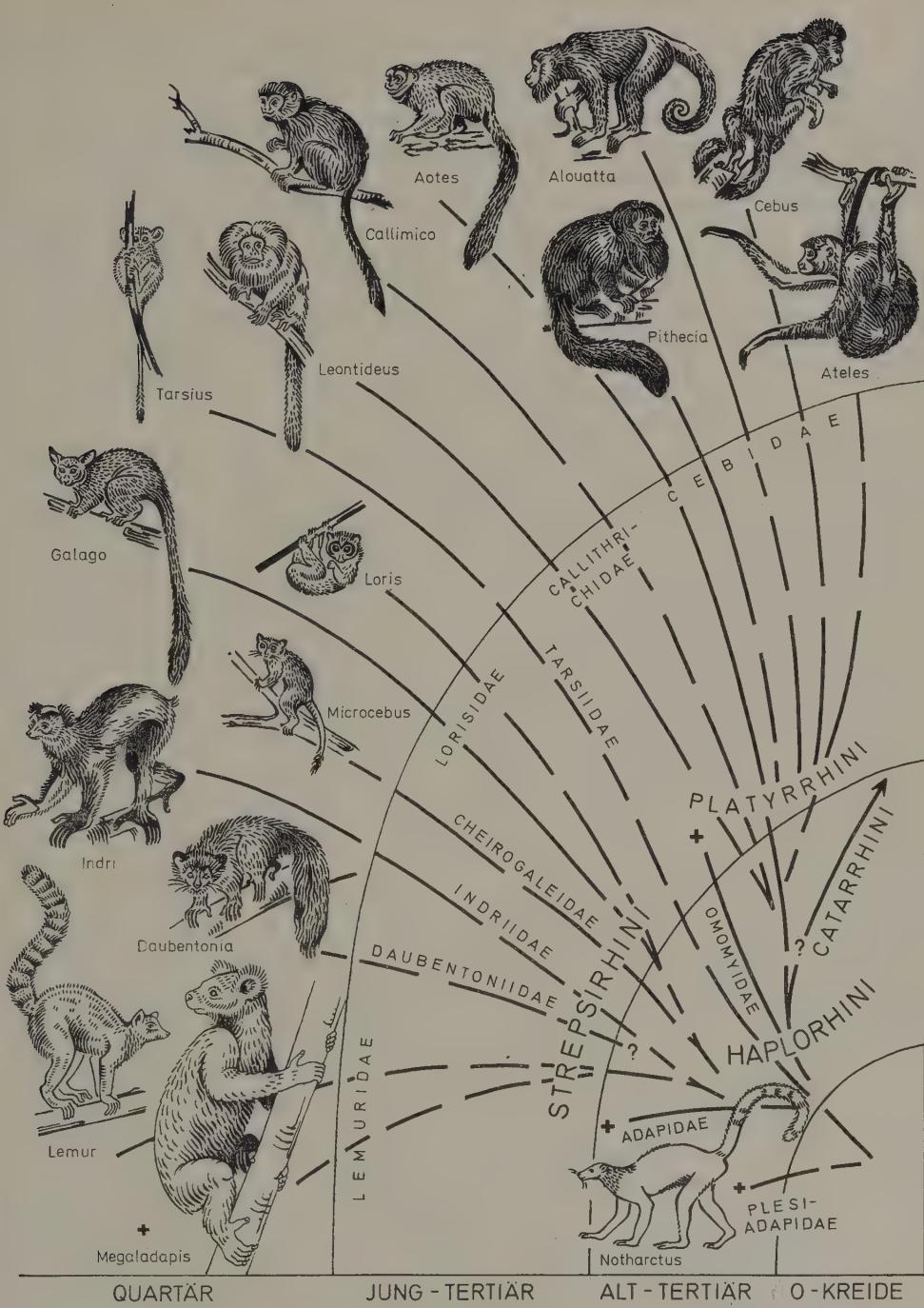


Abb. 70. Die Evolution der Primaten I. Strepsirrhini (Lemuriformes, Lorisiformes), Tarsiiformes (Tarsiidae und Omomyidae) und Platyrrhini (Neuweltaffen). Halbaffen keine natürliche Einheit bildend. Zuordnung der Cheirogalidae zu den Lorisiformes ebenso umstritten wie gemeinsamer Ursprung der Platyrrhini und Catarrhini (Altweltaffen).

*torius*) erstmalig in der jüngsten Ober-Kreide Nordamerikas und dokumentieren damit ihre stammesgeschichtliche Herkunft von primitiven erinaceomorphen Insectivoren (Leptictidae).

Aus dem Alt-Tertiär Nordamerikas und meist auch Europas sind außer den Paromomyiden (z. B. *Palaechthon*, *Paromomys*, *Phenacolemur*) noch die Plesiadapiden (z. B. *Plesiadapis*, *Chiromyoides*, *Platychoerops*), Carpolestiden (*Carpolestes*, *Carpodactes*) und die Microsyopidae (*Microsyops*, *Alsaticopithecus*) nachgewiesen. Das Vordergebiß dieser Primaten ist meist stark reduziert und praktisch diprotodont, weshalb sie ursprünglich auch in die Verwandtschaft des madagassischen Fingertieres gestellt wurden. Es ist lediglich eine Parallelerscheinung, wie sie auch bei *Dactylopsila* unter den australischen Beuteltieren zu beobachten ist. Die Plesiadapiformes verschwinden spätestens im Eozän wieder, wo sie von Halbaffen aus der Verwandtschaft der Strepsirhini und Haplorhini ersetzt werden. Neuerdings dürfte mit *Azibius* aus dem Eozän der Sahara erstmals der Nachweis eines Angehörigen der Plesiadapiformes in Afrika gelungen sein.

Die Lemuriformes, die gegenwärtig auf Madagaskar und die Komoren beschränkt sind, waren im Alt-Tertiär mit den Adapidae (= „Notharctidae“) auf der nördlichen Hemisphäre weit verbreitet. Sie erscheinen plötzlich im Alt-Eozän und sind mit zahlreichen Gattungen aus Nordamerika (z. B. *Notharctus*, *Pelycodus*, *Smilodectes*) und Europa (*Protoadapis*, *Adapis*, *Cantius*, *Pronycticebus*, *Caenopithecus*) sowie vereinzelt auch aus Asien (*Hoanghonius*) nachgewiesen. Es waren primitive Angehörige der Lemuriformes, denen u. a. die für die modernen Lemuren typischen Spezialisationen (z. B. Kamm-Gebiß im Unterkiefer) fehlten. Ihr Entstehungsgebiet wird diskutiert (? Asien, ? Afrika). Das heutige Verbreitungsareal der Lemuriformes auf Madagaskar ist zweifellos ein Reliktareal, wenngleich zu berücksichtigen ist, daß sich erst hier in der Isolation eine noch heute überraschende Formenfülle entwickelt hat, die allerdings noch in erdgeschichtlich jüngerer Zeit bedeutend größer war, wie zahlreiche subfossile Funde bestätigen. Die madagassischen Lemuroidea sind zweifellos frühtertiäre Einwanderer auf der Insel, die sie — ähnlich wie die Tenreciden — per Drift erreicht haben müssen. Sie haben während des Tertiärs und Quartärs eine Reihe von Anpassungstypen hervorgebracht, die u. a. durch das Fehlen von Affen verständlich wird. Gegenwärtig werden sie durch die Cheirogaliden, Lemuriden, Daubentoniiiden und Indriiden vertreten, unter denen die Lemuren die generalisiertesten Formen bilden. Die Stellung der Katzenmakis (Cheirogalidae mit *Microcebuss*, *Allocebus* und *Cheirogaleus*), die meist als Angehörige der Lemuridae (Cheirogalinae) klassifiziert wurden, ist etwas umstritten, indem neuerdings nähere Beziehungen zu den Lorisiformes angenommen werden, was verbreitungsgeschichtliche Probleme mit sich bringt, da die Lorisiformes sonst nur vom afrikanischen Festland und aus Südasien bekannt sind. Diskutiert werden auch die verwandtschaftlichen Beziehungen des Fingertieres (*Daubentonia madagascariensis*) zu den übrigen madagassischen Halbaffen. Es wurde ursprünglich wegen seiner Nagezähne als Nagetier klassifiziert, ist jedoch ein hochspezialisierter aberranter Angehöriger der Lemuriformes. *Daubentonia* hat früh ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen und ist vorwiegend insectivor. Die Lemuren oder Makis (Lemuridae: *Hapalemur*, *Lemur*, *Lepilemur*) zählen zu den primitivsten Halbaffen Madagaskars. Sie haben sich nur wenig gegenüber ihren albertären Vorfahren verändert. Dennoch scheint, wie STARCK vermutet, die Speziation innerhalb der Gattung *Lemur* keineswegs abgeschlossen. *Lepilemur* ist ein ausgesprochener Blattfresser. Als Endform in dieser Richtung ist *Megaladapis* zu betrachten, eine erst in historischer Zeit ausgestorbene Riesenform, die meist als Angehöriger einer eigenen Familie („*Megaladapidae*

Koala. Wie Ansätze zur Caecotrophie bei *Lepilemur*, als nächst verwandter rezenter Gattung, vermuten lassen, konnte *Megaladapis* als ausgesprochener Blattfresser die Zellulose im Darm wahrscheinlich mit Hilfe seiner Bakterienflora aufschließen. Nicht minder interessant sind die Indris (Indriidae: *Indri*, *Avahi*, *Propithecus*), die vor allem mit den heute ausgestorbenen Gattungen *Archaeolemur*, *Hadropithecus*, *Palaeopropithecus* und *Neopropithecus* das Affenniveau (z. B. Gehirn, Augenstellung, bilophodontes Gebiß) fast erreicht hatten. Die Archaeolemurinen lassen sich mit Pavianen unter den Cercopitheciden vergleichen. Ihre Abtrennung als eigene Familien („Archaeolemuridae“, „Palaeopropithecidae“) ist nach MAIER nicht erforderlich. Es sind evoluierte Angehörige der Indriidae.

Die Geschichte der Lorisiformes ist mit verschiedenen Problemen verknüpft. Auf die in jüngster Zeit durch CARTMILL sowie TATTERSALL & SCHWARTZ zu ihnen gestellten madagassischen Cheirogaliden wurde bereits verwiesen. Über die Gliederung bzw. Bewertung der eigentlich Lorisiformes besteht keine Einhelligkeit, indem Loris (Lorisinae) und Galagos (Galaginae) verschiedentlich Familienrang zuerkannt wird bzw. die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Loris unterschiedlich beurteilt werden. Während die Galagos (*Galago*, *Euoticus*) auf Afrika beschränkt sind, kommen Loris in Afrika (*Arctocebus*, *Perodicticus*) und Südasien (*Loris*, *Nycticebus*) vor. Sie sind demnach disjunkt paläotropisch verbreitet. Ihre stammesgeschichtliche Herkunft von alttertiären Lemuriformes ist anzunehmen. Spärliche Fossilfunde aus dem ostafrikanischen Miozän (*Progalago*, *Mioeuoticus*\*, *Komba*) zeigen Ähnlichkeiten mit den Loris und Galagos im Schädelbau, doch entsprechen sie nach WALKER im postcranialen Skelett eher primitiven Galagos. Dies und auch serologische Befunde machen es wahrscheinlich, daß die Loris keine natürliche Einheit bilden. Die Loris (Lorisinae) haben sich vermutlich erst im Jung-Tertiär von Afrika nach Südasien verbreitet. *Indraloris* aus dem Pliozän Südasiens ist nach TATTERSALL kein Loriside, doch sind Lorisiden aus dem Jungtertiär Pakistans bekannt.

Die Tarsiiformes sind gegenwärtig nur durch die in Südostasien heimischen Koboldmakis (Tarsiidae) vertreten. Es sind hochspezialisierte Halbaffen mit zu Sprungbeinen verlängerten Hinterextremitäten und riesigen Augen. Aus dem Eozän Europas sind seit langem Halbaffen (*Necrolemur*, *Pseudoloris*, *Microchoerus*) bekannt, die gegenwärtig als alttümliche Angehörige der Tarsiiden (Necrolemurinae) klassifiziert werden, wie der längere Fazialschädel, das primitivere Endocranum und die beginnende tarsioide Spezialisierung der Hintergliedmaßen zeigt. Sie verschwinden mit der „grande coupure“ im älteren Oligozän aus Europa. Sie lassen vermuten, daß das gegenwärtige Verbreitungsgebiet der Tarsiiden in der orientalischen Region ein spätes Rückzugsareal darstellt, das wahrscheinlich erst in posteoziener Zeit besiedelt wurde. Mit den Omomyiden bzw. Anaptomorphiden (z. B. *Anaptomorphus*, *Tetonius*, *Altanius*) aus dem Alt-Tertiär der Holarktis sind weitere Angehörige der Tarsiiformes bekannt, von denen sich die Omomyiden (z. B. *Omomys*, *Hemiacodon*, *Navajovius*) im Gebiß und Extremitätenbau etwas generalisierter verhalten, so daß sie — zumindest die paleozänen Formen — durchaus als Stammformen der Affen in Betracht kommen. Omomyiden sind aus Nordamerika auch aus dem Oligozän (*Rooneyia*, *Macrotarsius*) und Miozän (*Ekgmowechashala*) bekannt geworden. Problematisch ist allerdings, ob die Neuweltaffen von nordamerikanischen Omomyiden abstammen oder ob sie auf eine gemeinsame altweltliche protocatarrhine Wurzelgruppe zurückzuführen sind. Dies ist zugleich ein tiergeographisches Problem. Nach serologischen Befunden sind die biochemischen Affinitäten zwischen Neu- und Altweltaffen größer als mit Halbaffen. HOFFSTETTER nimmt die Herkunft der Neuweltaffen von Afrika an.

Die erdgeschichtlich ältesten Affen sind aus dem Alt-Oligozän Ägyptens (Parapithecidae: *Parapithecus*, *Apidium*) und dem annähernd gleichaltrigen Deseadense

Südamerikas (*Branisella*) nachgewiesen. Die Parapitheciden besitzen verschiedene platyrrhine Merkmale (Zahnformel, Bau des Schädels und Endocranums, einzelne postcraniale Merkmale), die für eine gemeinsame eozäne Wurzelgruppe der Affen sprechen. *Branisella* weicht von den gleichaltrigen Omomyiden Nordamerikas stärker ab als von den Parapitheciden. Die Ausbreitung von Afrika nach Südamerika müßte spätestens im Jung-Eozän, und zwar per Drift, erfolgt sein. Paläogeographisch erscheint eine derartige Drift für Kleinsäuger durch Bauminsele nicht ausgeschlossen, da der Südatlantik sich erst in der „mittleren“ Kreide zu bilden begann und das nordöstliche Südamerika und das westliche Afrika entsprechend dem Küstenverlauf auch noch im Eozän durch eine verhältnismäßig schmale Meeresträße getrennt waren. Die damaligen Meereströmungen verhinderten eine Ausbreitung in der Gegenrichtung. Dieser für die Neuweltaffen noch problematische Weg der Ausbreitung erscheint jedoch für die caviomorphen Nagetiere durch Synapomorphien mit altweltlichen Hystricomorphen gesichert. Die Unterschiede zwischen Platyrrhinen und Catarrhinen lassen sich durch die frühzeitige Trennung erklären.

Die Neuweltaffen (**Platyrrhini**) sind ausschließlich auf die neotropische Region beschränkt. Es lassen sich gegenwärtig zwei Gruppen, die Krallenäffchen (Callithrichidae) und die Kapuzinerartigen (Cebidae), unterscheiden, sofern man nicht den Springtamarin (*Callimico goeldii*), der morphologisch zwischen beiden Familien vermittelt, als Angehörigen einer eigenen Familie bewertet (vgl. Abb. 70). Die Krallenaffen (Callithrichidae: *Callithrix*, *Leontideus*, *Saguinus*, *Oedipomidas*) sind als abgeleitete Platyrrhinen anzusehen, was auch durch die Fossilfunde bestätigt wird. Abgesehen von *Branisella* sind die oligozänen Primaten Südamerikas (*Dolichopithecus*, *Tremacebus*) Angehörige der Cebiden. Die aus dem Jung-Tertiär bekannt gewordenen Fossilformen (*Homunculus*, *Stirtonia*, *Neosaimiri*, *Cebupithecia*) bestätigen die damals bereits erfolgte Radiation der Cebiden, die gegenwärtig verschiedenen Unterfamilien (Aotinae: *Aotes* und *Callicebus*; Pitheciinae: *Pithecia*, *Cacajao* und *Chiropotes*; Cebinae: *Cebus* und *Saimiri*; Alouattinae: *Alouatta*; Atelinae: *Lagothrix*, *Brachyteles* und *Ateles*) zugeordnet werden. Während des Quartärs haben sich die Breitnasenaffen (Platyrrhini) nicht nur bis Mexiko (*Alouatta*, *Ateles*), sondern auch nach Westindien (*Ateles*) ausgebreitet. Als Tropenbewohner haben sie die Grenze zur nearktischen Region nicht überschritten. *Ateles* (= „*Montaneia anthropomorpha*“) ist jedoch auf den Antillen ebenso wieder ausgestorben wie *Xenothrix* von Jamaika, eine innerhalb der Ceboidea etwas isoliert stehende Gattung, die von HERSHKOVITZ als Vertreter einer eigenen Familie (Xenothrichidae) angesehen wird. Unter den Cebiden zählen die Klammeraffen (Atelinae) zu den spezialisiertesten Formen (Tast-Greifschwanz, Phyllophagie, Schwingkletterer). Interessanterweise haben die Breitnasenaffen keine bodenbewohnenden Arten hervorgebracht.

Die Altwelt- oder Schmalnasenaffen (**Catarrhini**) sind gegenwärtig disjunkt in der Paläotropis verbreitet. Dazu kommen die Vorkommen in Nordwestafrika, Südhina und Japan. Innerhalb der Catarrhinen lassen sich die Cercopithecoidea mit den Hundaffen (Cercopithecidae) und die Hominoidea mit den Gibbons (Hylobatidae) und den Menschenaffen (Pongidae) unterscheiden (Abb. 71). Die beiden letzteren werden

---

Abb. 71. Die Evolution der Primates II. Catarrhini (Altweltaffen). Abgesehen von den Proto-Catarrhini (Parapithecidae) als Wurzelgruppe sind drei Hauptgruppen (Cercopithecoidea: Cercopithecidae, Hylobatoidea: Hylobatidae, Hominoidea: Pongidae und Hominidae) zu unterscheiden. Stellung der Oreopitheciden wird diskutiert. Aufspaltung der Cercopithecidien später als der übrigen Catarrhinen. Beachte mehrfach unabhängig voneinander erfolgten Erwerb des Schwingkletterns bei Hylobatiden, Pongiden und Oreopithecidien.



meist auch als Menschenaffen bezeichnet, eine Bezeichnung, die jedoch nur für die Pongiden berechtigt ist. Die Verbreitungsgeschichte der Altwelaffen ist durch Fossilfunde in den Grundzügen geklärt, allerdings sind die Anfänge noch in Dunkel gehüllt. Die erdgeschichtlich ältesten Catarrhinen sind — sofern man die Parapitheciden als Proto-Catarrhinen oder gar als Platyrrhini wertet — mit *Propithecus* und *Oligopithecus* aus dem ältesten Oligozän Ägyptens nachgewiesen. Es sind Angehörige der Hominoidea. Mit *Aegyptopithecus* aus dem jüngeren Oligozän ist ein primitiver Angehöriger der Pongiden bekannt, der als Vorläufer der jungtertiären Dryopithecinen und Ponginen angesehen werden kann. Im älteren Miozän gelangten Hylobatiden mit den Pliopithecinen (*Pliopithecus*) erstmalig nach Europa, wo sie am Ende des Jung-Miozäns wieder verschwinden. Die Pongiden erscheinen erst etwas später, nämlich im Mittel-Miozän, in Eurasien (*Dryopithecus*, *Sivapithecus*). In Europa treten die letzten Pongiden gleichfalls im Jung-Miozän auf. In Afrika entwickeln sich aus den Dryopithecinen (*Proconsul* = Subgenus von *Dryopithecus*, *Limnopithecus*) die heutigen afrikanischen Menschenaffen (*Pan* und *Gorilla*), von denen *Pan* erstmalig im Pleistozän nachgewiesen ist. *Proconsul* fehlt die für die heutigen Pongiden (*Pongo*, *Pan*) charakteristische Armverlängerung. Es waren weder Schwingkletterer noch Knöchelgänger, sondern quadrupede, semiarboricole Formen. Daneben sind aus Afrika und Eurasien mit den Sivapithecinen (*Sivapithecus*, *Gigantopithecus*, *Ramapithecus*) Primaten bekannt, die verschiedene hominide Merkmale (z. B. reduziertes Vordergebiß, dickerer Schmelz der McLaren, „hominide“ Abkauung) aufweisen und von denen *Ramapithecus* aus dem jüngeren Mittel-Miozän und dem Jung-Miozän Ostafrikas, Europas und Südasiens meist auch als (ältester) Hominide klassifiziert wird. *Gigantopithecus* war mit der Großform *G. blacki* als Angehöriger der altquartären *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna in Südhina verbreitet. Der Orang (*Pongo pygmaeus*) kam noch im Jung-Pleistozän auf dem südostasiatischen Festland und auf Java vor. Gegenwärtig ist der Orang als Wildform nur mehr auf Sumatera und Kalimantan (= Borneo) heimisch.

Mit *Pliopithecus* (einschließlich *Dionysopithecus*; Eurasien) und *Dendropithecus* (Afrika) sind die Hylobatiden im Miozän deutlich von den Pongiden getrennt. Es waren Kurzarmgibbons mit kaum vorhandener oder nur geringer Armverlängerung und Resten eines knöchernen Schwanzes. Während *Pliopithecus* als Angehöriger einer eigenen Linie (*Pliopithecinae*) im Jung-Miozän wieder ausstirbt, kommt *Dendropithecus* (= „*Limnopithecus*“) macinnesi aus Ostafrika durchaus als Stammform der asiatischen Gibbons in Betracht. Allerdings fehlen noch Übergangsformen. *Hylobates* erscheint erst im Pleistozän von Südostasien.

Die in vieler Hinsicht primitiveren Cercopitheciden erscheinen erstmals im älteren Miozän Afrikas mit *Prohylobates* und *Victoriaopithecus*. Sie vereinen colobine und hylobatide Merkmale und dürften sich aus oligozänen primitiven Hominoidea entwickelt haben. Die Differenzierung von Schlankaffen (Colobinae) und Meerkatzenartigen (Cercopithecinae) begann im Mittel-Miozän Afrikas, von wo aus im Jung-Miozän die Ausbreitung nach Eurasien erfolgte. *Mesopithecus* aus dem Jung-Miozän war ein terrestrisch lebender Colobine, aus dem in Europa im Pliozän *Dolichopithecus (ruscinensis)* hervorgegangen ist. Weitere fossile Colobinen sind aus dem Plio-Pleistozän von Afrika (*Libypithecus*, *Paracolobus*, *Cercopithecoides*) und Asien (*Presbytis* = „*Semnopithecus*“) bekannt geworden, doch liegt der Verbreitungsschwerpunkt der Schlankaffen gegenwärtig in Südostasien. Dort kam es zur Entstehung der rezenten Gattungen, wie *Presbytis*, *Pygathrix* (einschließlich *Rhinopithecus*) und *Nasalis* (einschließlich *Simias*), während in Afrika sich *Colobus* und *Procolobus* entwickelten, wobei letzterer morphologisch zu den asiatischen Genera vermittelt. Die Schlankaffen sind hochspezialisierte Blattfresser.

Die viel arten- und formenreicher entwickelten Cercopithecinen haben gegenüber den Colobinen zahlreiche terrestrisch lebende Arten hervorgebracht. Die Cercopithecinen erscheinen im Jung-Miozän. Seitherige Radiationen führten in Afrika zur Entstehung der Paviane (*Papio* einschließlich *Mandrillus* und „*Dinopithecus*“, *Parapapio*) und Dscheladas (*Theropithecus* einschließlich *Simopithecus*), der Meerkatzen (*Miopithecus*, *Allenopithecus*, *Cercopithecus*), der Mangaben (*Cercocebus*) und der Husarenaffen (*Erythrocebus*), während in Eurasien sich die Makaken (*Macaca* samt Untergattungen) formenreich entwickelten. Diese Radiationen sind jünger als jene innerhalb der Hominoidea. Sie werden verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Hominoidea im Oligo-Miozän praktisch die ökologische Rolle der Cercopitheciden eingenommen hatten. Die ursprünglich als Paviane angesehenen Fossilformen aus dem Pleistozän von Süd- und Ostasien (*Procynocephalus*) haben sich nach DELSON ebenso wie *Paradolichopithecus* aus Europa als Angehörige der Makaken erwiesen. Makaken (*Macaca florentina*) waren im Quartär (Holstein-Warmzeit) noch in Mitteleuropa heimisch. Gegenwärtig sind Makaken von Gibraltar im Westen bis nach Sulawesi (= Celebes) (*Macaca [Cynopithecus] niger*) und Japan (*M. fuscata*) im Osten verbreitet. Die Dschelada-Linie hat sich bereits im Pliozän von den Pavianen getrennt, wie Fossilfunde (*Theropithecus [Simopithecus]*) aus Ostafrika (Lothagam) belegen. Die Dscheladas sind hochspezialisierte Samen- und Grasfresser und waren mit *Simopithecus* im Pleistozän noch über ganz Afrika verbreitet. Gegenwärtig sind sie mit *Theropithecus gelada* auf die Hochebenen Äthiopiens beschränkt. Die *Papio*-Gruppe erscheint mit *Parapapio* gleichfalls im Pliozän Afrikas. Sie hat im Pleistozän Großformen („*Dinopithecus*“) hervorgebracht. Paviane sind primär Bewohner der Savannenlandschaft. Der mehrfache Wechsel von Kalt- und Warmzeiten im Quartär führte zu drastischen Vegetationsverschiebungen und damit auch zu (sekundären) Urwaldformen (Mandrill). Paviane waren noch in historischer Zeit in Nordafrika heimisch.

### 2.3.8. Die Fledertiere (Chiroptera)

Die Fledertiere oder Handflügler sind gegenwärtig in allen tropischen bis gemäßigten Regionen der nördlichen und südlichen Hemisphäre verbreitet. Sie zählen mit annähernd 900 rezenten Arten nach den Nagetieren zur artenreichsten Säugetierordnung der Gegenwart. Die Chiropteren bilden trotz ihrer außerordentlich großen Formenmannigfaltigkeit im Bau des Schädels und des Gebisses eine morphologisch einheitliche Gruppe, die durch den Besitz eines Dactylopatagiums ausgezeichnet ist. Dieses bei Säugetieren einzigartige Dactylopatagium ermöglicht den Fledertieren den aktiven Flug, der sie von den übrigen „fliegenden“ Säugern (Riesengleiter, verschiedene Flugbeutler und Flughörnchen, Dornschwanzhörnchen) unterscheidet, die nur als Gleitflieger bezeichnet werden können. Da bei allen diesen Gleitfliegern nur seitliche Flughäute ausgebildet sind, können sie nicht als Modelle einer Vorstufe des Fledertierfluges angesehen werden. Da überdies die Fossilformen keine Auskunft über die Entstehung des Dactylopatagiums geben, ist sowohl die Entstehung als auch die stammesgeschichtliche Herkunft der Fledertiere noch immer ungeklärt. Die geologisch ältesten Chiropteren (*Icaronycteris* aus dem Alt-Eozän) besaßen bereits ein Dactylopatagium und waren demnach zweifellos flugfähig. Morphologische Kriterien sprechen für eine Ableitung der Chiropteren von arboricolen, also baumbewohnenden Formen, denen jedoch die für die Primaten kennzeichnenden Grundadaptationen fehlten. Diese Stammformen sind wohl unter erinaceomorphen Insektivoren der späten Kreidezeit oder des frühen Paleozäns zu suchen und damit in jener

Wurzelgruppe, aus der auch die Primaten und Dermoptera hervorgegangen sind. Eine verschiedentlich auf Grund des Zahnbaues angenommene Ableitung von Pantothenia des Jura oder gar von Haramiyiden der Ober-Trias trifft nicht zu. Die Ähnlichkeiten mit diesen Formen im Backenzahngebiss sind Konvergenzerscheinungen.

Die Chiropteren sind ein geologisch alter Stamm, der trotz aller Formen- und Artenfülle einen sehr einseitigen und extremen, jedoch einheitlichen Anpassungstypus verkörpert und in mancher Hinsicht auf einem niedrigen Evolutionsniveau verharrte. Die erstaunliche Formen- und Artenfülle der Microchiropteren steht zweifellos in Zusammenhang mit ihrer Lebensweise als Dämmerungs- bzw. nächtliche Flieger, die wiederum durch die Ultraschallorientierung möglich wurde und sie praktisch konkurrenzlos macht. Auch die einmalige Formenmannigfaltigkeit im Bau der Ohren und der Nasenfortsätze wird erst in Zusammenhang mit der Entwicklung des Ultraschalls zur Orientierung und zum Beutefang verständlich.

Die Verbreitungsgeschichte der Fledertiere zu schreiben, ist auch gegenwärtig nicht möglich, sind doch taxonomisch verwertbare Reste von Chiropteren in tertiärzeitlichen Ablagerungen immer noch verhältnismäßig selten. Immerhin konnten Fossilfunde nicht nur die mit dem Ursprung der Chiropteren verknüpfte Frage nach der Mono- oder Diphylie klären, sondern auch einzelne verbreitungsgeschichtlich interessante Hinweise geben.

Innerhalb der Fledertiere lassen sich zwei deutlich getrennte Gruppen unterscheiden, die Microchiropteren (Fledermäuse) und die Megachiropteren (Flug- oder Flederhunde), die verschiedentlich — zuletzt durch SLAUGHTER — Zweifel an einem gemeinsamen Ursprung aufkommen ließen.

Die erdgeschichtlich ältesten Chiropteren (*Icaronycteris*) aus dem Alt-Eozän Nordamerikas und (?) Europas zeigen eine Kombination von micro- und megachiropteroiden Merkmalen, die darauf hinweisen, daß im Alttertiär eine gemeinsame Wurzelgruppe („Proto“-Microchiroptera) existierte, aus der sich sowohl die jüngeren Microchiropteren als auch die Megachiropteren entwickelt haben. Demnach bilden die Chiropteren eine stammesgeschichtlich einheitliche Gruppe, von der die Fledermäuse in zahlreichen Merkmalen stark abgeleitet sind. Die monophyletische Entstehung der Chiropteren wird überdies durch morphologische Kriterien, durch gemeinsame Parasiten (Fledermausfliegen) und die geographische Verbreitung gestützt. Weiter dokumentieren die Fossilfunde, daß die Spezialisierung des Innenohres erst bei den Microchiropteren erfolgte, während die Megachiropteren primitiv blieben. Interessant ist auch, daß die Gehörregion von *Icaronycteris* nach SEGALL Ähnlichkeiten mit jener von Echinosoricinen zeigt.

Die Gliederung in Flughunde und Fledermäuse ist nicht nur ein taxonomisches Problem, sondern auch ein verbreitungsgeschichtliches. Flughunde (Megachiroptera mit der Familie der Pteropodidae und — sofern man sie als eigene Familie wertet — den Macroglossidae und Harpionycteridae) sind gegenwärtig auf die Alte Welt (Afrika bis Australien, Samoa und Karolinen) beschränkt. Auch Fossilfunde sind bisher aus der Neuen Welt nicht bekannt geworden, was jedoch in Anbetracht des Fehlens fossiler Pteropodiden nur wenig besagt. Die bisher als ältester Flughund angesehene Gattung *Archaeopteropus* aus dem Alt-Oligozän Italiens ist nämlich nach RUSSELL & SIGÉ eher als Angehöriger der Icaronycteridae anzusehen. Immerhin kann das Fehlen von Flughunden in der Neuen Welt als Indiz für ihre Entstehung in der Alten Welt, die nicht vor dem Mitteleozän erfolgt sein dürfte, gewertet werden. Ihr Ursprung ist demnach vermutlich in der Paläotropis zu suchen, von wo aus eine Ausbreitung nach dem Osten bis in den westlichen Pazifik erfolgt sein dürfte.

Die Flughunde sind als vorwiegende Fruchtfresser auf die Subtropen und Tropen beschränkt. Von den zahlreichen Gattungen bietet die Verbreitung von *Pteropus*

ein tiergeographisches Problem. *Pteropus*-Arten kommen in Südasien (einschließlich Indonesien), Neuguinea, Australien, Madagaskar, auf den Komoren, den Seychellen und den Maskarenen vor, fehlen jedoch in Afrika, wo sie von den Epauletten-Flughunden (*Epomophorinae*) und der Gattung *Eidolon* (die allerdings auch auf Madagaskar vorkommt) ersetzt werden.

Nach der Zahl der endemischen Formen beurteilt, müßten die Flughunde in Australien früher heimisch gewesen sein als die Microchiropteriden, was jedoch fraglich ist. Chiropteriden haben bereits im Mittel-Miozän das australische Festland erreicht. Flughunde und Fledermäuse haben von Südostasien aus die australische Region besiedelt. Erstere haben dort einige endemische Arten bzw. Gattungen (*Dobsonia*, *Syconycteris* und *Nyctimene*) hervorgebracht, von denen einzelne Arten anscheinend wieder nach Südostasien „rückgewandert“ sind. Bemerkenswert ist auch die gegenwärtig disjunkte Verbreitung der Macroglossinen mit *Megaloglossus* in Westafrika und *Macroglossus* in Südasien. Sie sind die Gegenstücke zu den neuweltlichen Glossophaginen unter den Microchiropteriden.

Wie bereits oben angedeutet, sind die Icaronycteriden die geologisch älteste Fledermausgruppe. Sie sind aus dem Alt-Eozän Nordamerikas (*Icaronycteris index*) und Europas bekannt und zeigen neben microchiropteriden Merkmalen (z. B. Gebiß) auch megachiropteroide Züge (z. B. 2. Zehenstrahl mit Kralle). Sichere Chiropteridenfunde sind bisher aus dem ältesten Tertiär (Paleozän) nicht bekannt geworden. Vermintliche Chiropteriden (*Picrodus*, *Zanycteris*) haben sich nach SZALAY als frugivore Halbaffen erwiesen, während ein von T. EDINGER als Chiropterrest gedeuteter Endocranialausguß aus dem Jung-Paleozän von Wyoming nach JEPSEN von einem Miaciden (*Carnivora*) stammt. Mit der Entstehung der Microchiropteriden ist auch das Problem der Ultraschallorientierung verknüpft. Da die (Ultra-)Schallorientierung unter den Flughunden nur bei einzelnen höhlenbewohnenden Arten der Gattung *Rousettus* entwickelt ist, spricht dies eher für einen nachträglichen Erwerb. Dies wird nach FLEISCHER durch Befunde an Angehörigen anderer Säugetierordnungen bestätigt.

Die mitteleozänen Fledermäuse sind fast ausschließlich Angehörige ausgestorbener Familien (Archaeonycteridae, Palaeochiropteridae), die im postcranialen Skelett zwar modernen Microchiropteriden entsprechen, im Gebiß jedoch von diesen abweichen. Die jung-eozänen Chiropteriden gehören hingegen vorwiegend rezenten Familien (Emballonuridae [*Vespertiliavus*], Megadermatidae [*Necromantis*], Rhinolophidae [*Rhinolophus*], Hipposideridae [*Palaeophyllophora*, *Pseudorhinolophus*], Vespertilionidae [*Stehlinia*]) an. Sie belegen das hohe erdgeschichtliche Alter verschiedener Fledermausfamilien und damit zugleich, daß über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge dieser Familien keine durch Fossilfunde gestützten Aussagen möglich sind. So steht etwa *Vespertiliavus* aus den Phosphoriten des Quercy der *Taphozous-Saccoaimus*-Gruppe innerhalb der rezenten Emballonuriden am nächsten und kann nicht als Stammform der übrigen posteozyänen Emballonuriden angesehen werden.

Manche Familien sind fossil überhaupt nicht nachgewiesen. Dies und die sonstige Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung läßt derzeit noch keine konkreten Aussagen über eine Verbreitungsgeschichte zu. Interessant ist, daß heute (sub-)tropische Gattungen bzw. deren Verwandte aus dem Alt- und Jung-Tertiär Mitteleuropas nachgewiesen werden konnten (z. B. *Necromantis*, *Miomegaderma* und *Megaderma* als Megadermatiden, *Tadarida* als Molosside, *Palaeophyllophora* und *Asellia* als Hipposideriden). SIGÉ unterscheidet in jüngster Zeit drei Linien unter den miozänen Megadermatiden Europas und Afrikas: Eine europäische mit *Megaderma lugdunensis-vireti-mediterraneum*, eine euro-afrikanische (*M. gailliardi*) und eine nordwestafrikanische mit *M. jaegeri*. Verbreitungsgeschichtlich interessant ist auch der Nachweis

der gegenwärtig auf Zentral- und Südamerika beschränkten echten Vampire (*Desmodus*) im Pleistozän von Florida und im Postglazial von Kuba und Channel Islands vor Kalifornien. *Desmodus* ist gegenwärtig auf den Antilleninseln nicht heimisch. Die seinerzeitige weitere Ausbreitung erfolgte wohl unter klimatisch günstigeren Verhältnissen und war vom Vorkommen von Großsäugetieren abhängig.

Aus der gegenwärtigen Verbreitung und Formenfülle der neotropischen Phyllostomatoidea läßt sich auf eine vor allem mit der Ernährungsweise in Zusammenhang stehende Radiation dieser Formen schließen, die, ausgehend von insectivoren Arten, zu fleisch-, fisch-, frucht- und pollennfressenden sowie blut- und nektarsaugenden Formen und damit zu einer erstaunlichen Formenmannigfaltigkeit im Bau des Schädels und des Gebisses geführt hat. Unter den blütenbesuchenden Phyllostomatiden ist *Choeronycteris* als bestangepaßte Gattung anzusehen. Die morphologischen und ethologischen Veränderungen sind bei den pollennfressenden und nektarsaugenden Chiropteren nach PAULUS in Ko-Evolution mit den Pflanzen entstanden, ähnlich wie bei blütenbesuchenden Insekten und Blumen. Bemerkenswert ist, daß Blütenbesucher sowohl von den Micro- als auch von den Megachiropteren hervorgebracht wurden. Die durch BAKER vertretene Ansicht, daß die Chiropterophilie bei Megachiropteren bereits vor der Entstehung des Atlantiks ausgebildet war, die Flughunde einst auch in der Neotropis heimisch waren und seither durch blütenbesuchende Microchiropteren verdrängt wurden, wird in keiner Weise durch Fossilfunde gestützt. Interessant ist, daß blütenbesuchende Formen unabhängig voneinander bei Micro- (Phyllostomatidae, Glossophaginae) und Megachiropteren (Pteropodidae, MacroGLOSSinae) entstanden sind. Letztere haben anscheinend in Afrika und Südasien unabhängig voneinander Blütenbesucher hervorgebracht.

### 2.3.9. Die Nagetiere (Rodentia)

Die Nagetiere bilden mit etwa 1800 Arten die gegenwärtig artenreichste Säugetierordnung. Sie sind mit Ausnahme von Neuseeland und der Antarktis weltweit verbreitet und haben als ökologisch erfolgreichste Gruppe tropische bis arktisch-alpine Lebensräume ebenso besiedelt wie sumpfige bis wüstenhafte Biotope. Subterrane, terrestrische, kletternde, aquatische und (gleit-)fliegende Arten sind ebenso anzutreffen wie die verschiedensten Ernährungstypen (omni-, insecti-, carni-, pisci- und herbivor). Die Nagetiere bilden eine natürliche Einheit, die durch die Differenzierung des Gebisses (Nagezähne) und der Kaumuskulatur gekennzeichnet ist. Ursprünglich als Simplicidentata mit den Hasenartigen (Duplicidentata) vereint, haben neuere Untersuchungen gezeigt, daß letztere völlig unabhängig von den Nagetieren entstanden sind und daher als eigene Ordnung (Lagomorpha) abzutrennen sind.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Nagetiere ist auch gegenwärtig noch nicht endgültig geklärt, da die ältesten Formen aus dem Paleozän bereits typische Nager sind. Die Stammformen sind unter jenen Insectivoren zu suchen, die der Wurzelgruppe der Primaten nahestehen.

Die systematische Gliederung der Rodentia ist mit zahlreichen Problemen verbunden, die auch für die Verbreitungsgeschichte von Bedeutung sind. Durch wiederholte Radiationen innerhalb der Nagetiere ist es mehrfach zu Parallelerscheinungen gekommen, die zu einander außerordentlich ähnlichen Lebensformtypen geführt haben. Ihre Unterscheidung von direkt verwandten Formen ist oft sehr schwer. Als taxonomisch besonders gut verwertbar haben sich die unterschiedliche Differenzierung der Kaumuskulatur und der Verlauf der Kopfarterien erwiesen, während das zweifellos noch bedeutend vielfältiger differenzierte Backenzahngeiß entspre-

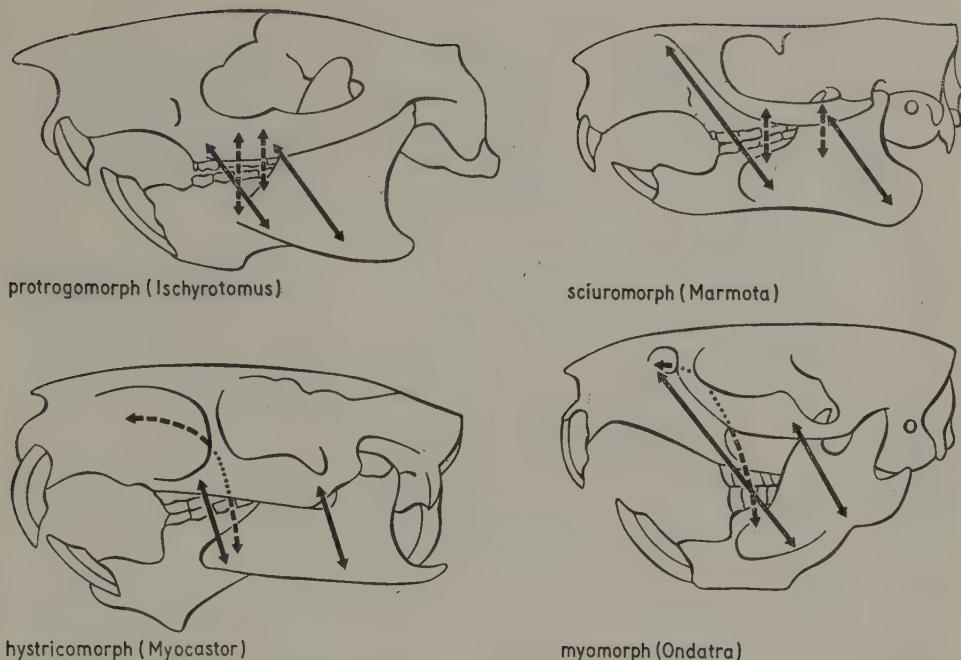
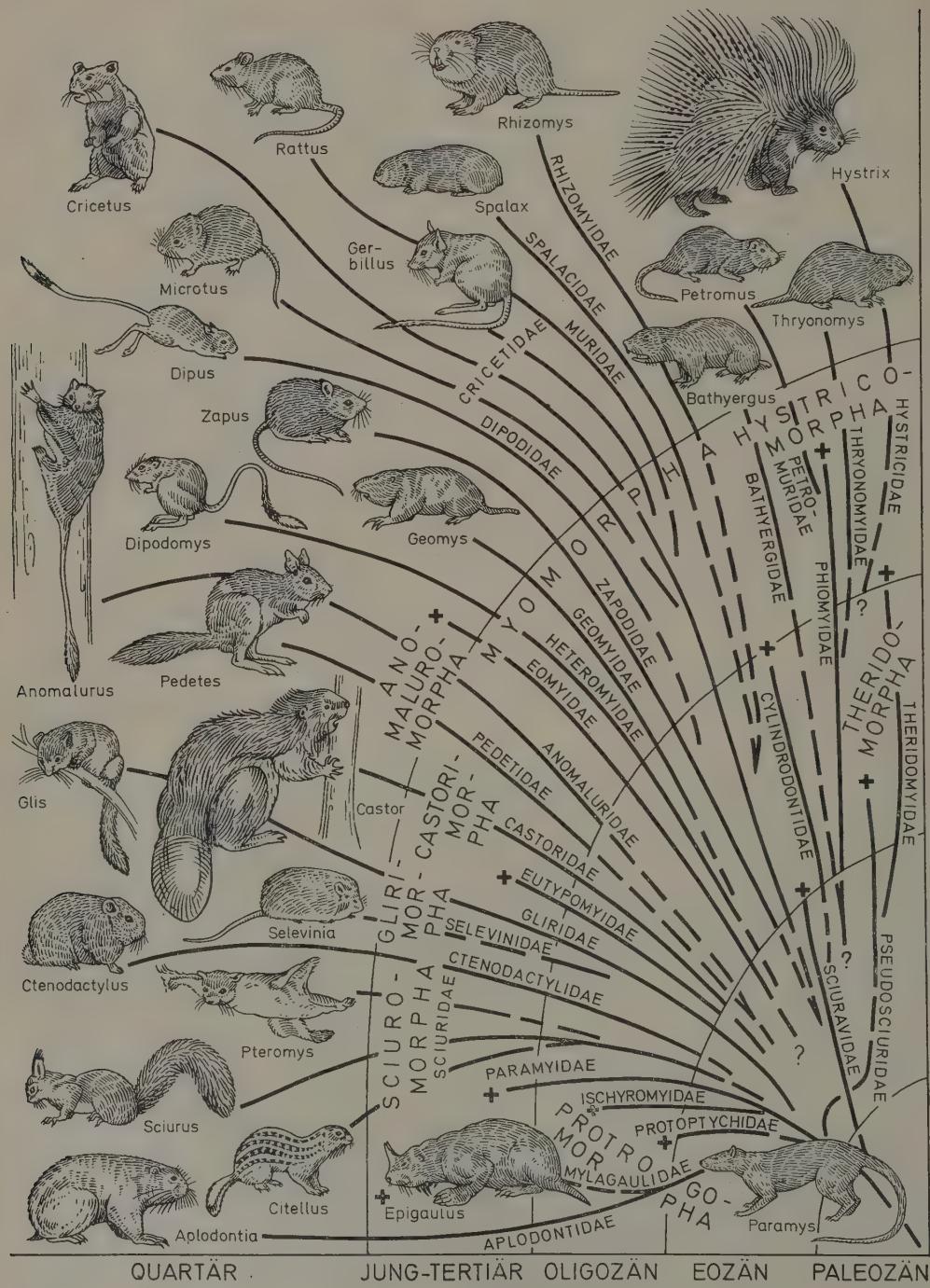


Abb. 72. Die wichtigsten Typen unter den Nagetieren nach der Differenzierung der Kaumuskulatur (Musculus masseter). Starke Linien = M. masseter lateralis, unterbrochene Linie = M. profundus. Protogomorpher als primitivster, hystricomorphe Typ als am meisten abgeleiteter Typ. Nach Wood 1967.

chend der oft ähnlichen Ernährungsweise stark zu Parallelerscheinungen neigt. Nach der Ausbildung der Kaumuskulatur lassen sich der protogomorphe, sciuromorphe, myomorphe und hystricomorphe Typ (Abb. 72) unterscheiden, die — zusammen mit anderen Merkmalskomplexen — eine Gliederung in Protogomorpha, Sciuroptera, Glirimorpha, Castorimorpha, Anomaluroptera, Theridomorpha, Myomorpha und Hystricomorpha (einschl. Caviomorpha) ermöglichen (Abb. 73). Entsprechend der Vielfalt von taxonomischen Kategorien ist die Verbreitungsgeschichte sehr komplex. Eines der Hauptprobleme ist die Herkunft der südamerikanischen Caviomorpha. Sind sie unabhängig von den altweltlichen Hystricomorphen entstanden, oder sind sie mit diesen auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückzuführen?

Als primitivste Nagetiere gelten die **Protogomorpha** mit ihrer einfachen Kaumuskulatur. Sie sind gegenwärtig durch eine einzige Art, das Stummelschwanzhörnchen (*Aplodontia rufa*), das auf ein Reliktareal an der pazifischen Küste der USA beschränkt ist, vertreten. Wie Fossilfunde dokumentieren, waren die Aplodontiden zur Tertiärzeit holarktisch verbreitet. In Nordamerika aus den oligozänen Prosciurinen (*Prosciurus*) entstanden, kam es nach RENNSBERGER im Oligo-Miozän zur Radiation der Allomyinae (*Allomys*, *Haplomys*, *Meniscomys*), der im Jung-Miozän jene der Aplodontinae (*Liodontia*, *Pseudaplodon*, *Aplodontia*) folgte. Im Zuge dieser Radiations haben sich die Aplodontiden über die Beringbrücke wiederholt auch nach Asien (*Selenomys*, *Pseudaplodon*) und Europa (*Sciurodon*, *Ameniscomys*) ausgebreitet, sind jedoch in der Alten Welt wieder ausgestorben. Eine an Trocken-



gebiete angepaßte Seitenlinie bilden die Mylagauliden im Jung-Tertiär (z. B. *Mesogaulus*, *Mylagaulus* und *Epigaulus*). Es waren subterrane lebende Steppennager, welche die weiten Graslandschaften der Great Plains besiedelten. Sie sind nur aus Nordamerika bekannt geworden (*Tschalimys* aus dem Miozän Zentralasiens?).

Weitere, nur fossil bekannte Protrogomorpha sind die Paramyidae, Ischyromyidae, Sciuravidae, Protoptychidae und Cylindrodontidae. Die Paramyiden zählen mit *Paramys* aus dem Jung-Paleozän zu den erdgeschichtlich ältesten und zugleich primitivsten Nagetieren. Sie sind mit zahlreichen Gattungen (z. B. *Paramys*, *Reithroparamys*, *Microparamys*, *Ailuravus*) aus dem Alt-Tertiär Nordamerikas und Europas bekannt geworden und überlebten in Europa bis ins Alt-Miozän (*Paracitellus*).\* Die Paramyiden gelten allgemein als Stammgruppe der übrigen Rodentia. Die fast ausschließlich auf das Alt-Tertiär der Holarktis beschränkten Protrogomorpha sind das Ergebnis einer frühtertiären Radiation, wobei die subterrane lebenden Cylindrodontiden die höchstspezialisierten Formen bilden. Sie wurden ursprünglich als Angehörige der Sandgräber (Bathyergidae) klassifiziert.

Zu den Sciuromorphidae werden nicht nur die Hörnchen (Sciuridae) gezählt, sondern auch die Kammfinger (Ctenodactylidae), die Taschenratten (Geomyidae) und die Taschenmäuse (Heteromyidae). Die untereinander näher verwandten und als Geomysidea zusammengefaßten Taschenmäuse und -ratten, die verschiedentlich als Angehörige nur einer Familie angesehen werden bzw. ursprünglich als echte Mäuse (*Perognathus*), Wühlmäuse (*Geomys*) oder Springmäuse (*Dipodomys*) klassifiziert wurden, sind ausschließlich neuweltlicher Verbreitung. Sie werden meist als Angehörige der Myomorphen angesehen, doch erscheint nach dem Bau der Kaumuskulatur die Zuordnung zu den Sciuromorphidae gerechtfertigt. Die Heteromyiden als primitivere Gruppe erscheinen mit *Heliscomys* erstmals im Alt-Oligozän (Chadronian) Nordamerikas. Von dieser Wurzelgruppe lassen sich die übrigen Heteromyiden ableiten, unter denen mehrere Stämme zu unterscheiden sind (*Florentiamys*, *Mookomys*, *Dipodomys*; *Perognathus*; *Proheteromys*, *Heteromys*). Die Heteromyiden haben sich mit *Heteromys* im Quartär über den Panama-Isthmus bis nach Ecuador und Venezuela ausgebreitet. Mit den Taschenspringern (*Dipodomys*) und den Kängururratten (*Microdipodops*) haben sie ausgesprochen springmausähnliche (Halb-)Wüstenbewohner hervorgebracht. Die von oligozänen Heteromyiden (*Heliscomys*-Gruppe) abstammenden Geomyiden erscheinen mit den Pleurolichenen (*Pleurolicus*) und mit den Entoptychinen (z. B. *Entoptychus*, *Gregoromys*, *Grangeromys*) im Alt-Miozän, eine weitere Radiation führt zur Entstehung der maulwurfähnlichen Geomyinae, die im Jung-Tertiär mit zahlreichen Gattungen (z. B. *Dikkomys*, *Pliosacomys*, *Thomomys*, *Geomys*) in Nordamerika verbreitet waren und südlich bis nach Panama vordrangen. Von der von Li kürzlich als Angehörige der Geomysidea inc. sed. klassifizierten Gattung *Diatomys* aus dem Mittel-Miozän Chinas sind keine Schädelreste bekannt, welche diese Zuordnung bestätigen würden (? Eomyidae).

Demgegenüber sind die Ctenodactyliden gegenwärtig mit mehreren Gattungen (z.B. *Ctenodactylus*, *Massoutiera*, *Pectinator*) auf das nördliche Afrika (südlich bis Senegambien im Westen und Nordsomalia im Osten) beschränkt. Durch Fossilfunde

Abb. 73. Die vermutlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der Nagetiere (ohne caviomorphe Rodentia). Paramyidae als Wurzelgruppe sämtlicher Nagetiere, Aplodontia als einziger Überlebender der Protrogomorpha. Stellung der Geomysidea (Heteromyidae, Geomyidae und Eomyidae) umstritten (? Myomorpha oder Sciuromorphida; vgl. Text). Ctenodactylidae (einschließlich „Tataromyidae“) als Sciuromorphida, Anomaluridae und Pedetidae als Anomaluromorphida, Gliridae und Seleviniidae als Glirimorpha, Bathyergidae als Angehörige der Hystricomorpha zu klassifizieren.

konnte die Herkunft dieser Ödlandbewohner aufgeklärt werden, die meist völlig isoliert im System standen. Ihre Stammformen sind die Tataromyiden aus dem Oligozän Zentralasiens (z. B. *Tataromys*, *Karakoromys*, *Woodromys*), die sich nach BLACK wiederum von jungeozänen Sciuraviden (*Advenimus*) Asiens ableiten lassen. Formen aus dem Jung-Tertiär Südasiens (*Sayimys*) und Nordafrikas (*Sayimys*, *Africanomys*, *Metasayimys*\* leiten zu den rezenten Kammfingern über. Sie bestätigen die im Miozän erfolgte Einwanderung nach Afrika und sprechen für die Entstehung der rezenten Gattungen auf diesem Kontinent. Die Ctenodactyliden sind demnach holarktischen Ursprunges. Im Miozän haben sie auf Sardinien endemische Formen (*Sardomys*, *Pireddamys*) und im Quartär auf Sizilien eine insulare Großform (*Pellegrinia*) hervorgebracht.

Die Sciuridae (einschließlich „Eupetauridae“ und „Petauristidae“) sind fast weltweit verbreitet. Sie fehlen — wenn man von der Arktis und Antarktis absieht — nur der australischen Region, dem arabo-saharischen Wüstengürtel, Madagaskar und dem südlichen Südamerika. Sie sind ebenfalls auf der nördlichen Hemisphäre, und zwar wohl in Nordamerika entstanden, wie das älteste Vorkommen im Mittel-Oligozän (Orellan) vermuten lässt. Sie lassen sich von alt-oligozänen Paramyiden (*Uriscus*-Formenkreis) ableiten. Im Jung-Tertiär entwickelten sie einen erstaunlichen Formenreichtum (z. B. *Miospermophilus*, *Tamias*, *Protospermophilus*, *Palaeoarctomys*, *Citellus*), der gegenwärtig von rein terrestrisch bzw. subterranean lebenden (z. B. *Citellus*, *Marmota*, *Cynomys*) über arboricole (z. B. *Sciurus*) bis zu gleitfliegenden Formen (z. B. *Petaurista*, *Hylopetes*, *Pteromys*) reicht. Für die Sciurinae ist ein Radiationszentrum in der Nearktis anzunehmen, das nicht nur zur Entstehung verschiedener Stammlinien (z. B. Tamiini, Sciurini, Marmotini) in Nordamerika selbst führte, sondern auch zur Ausbreitung nach Eurasien und Afrika, wie die Ratufini, Callosciurini, Funambulini und Xerini erkennen lassen. Von *Miospermophilus* im Alt-Miozän lässt sich nach BLACK *Citellus* ableiten, aus dem im Pliozän *Cynomys* hervorgeht. Die *Citellus*-Gruppe gelangte im Pliozän nach Eurasien. Murmeltiere (*Marmota*) erscheinen in Nordamerika bereits im Jung-Miozän (Clarendonian). Aus Eurasien sind sie erst im Pleistozän nachgewiesen. Im Jung-Pleistozän waren Alpenmurmeltiere (*Marmota marmota*) kontinuierlich von West- bis Osteuropa und Steppenmurmeltiere (*M. bobac*) westlich bis Mitteleuropa verbreitet. Nach Fossilfunden zu schließen, haben die Sciurinae Afrika erst im Jung-Tertiär (*Vulcanisciurus* im Alt-Miozän, „*Getuloxerus*“ [= *Atlantoxerus*] im Jung-Miozän) erreicht. Nach HEPTNER ist *Spermophilopsis* als Endemit in Turkestan ein Angehöriger der sonst afrikanischen Xerini, der als typisch psammophile Form nach Asien einwanderte. Mit *Sciurillus* und *Microsciurus* sind die Sciuriden in erdgeschichtlich jüngster Zeit bis nach Südamerika vorgedrungen. Die gegenwärtig in Eurasien verbreiteten Flughörnchen (Petauristinae: *Petaurista*, *Pteromys*, *Hylopetes* usw.) waren im Jung-Tertiär in Europa durch zahlreiche Gattungen (z. B. *Petaurista*, *Pliopetaurista*, *Pliopetes*, *Blackia*, *Albanensis*) vertreten und im Blancan Nordamerikas durch *Cryptopterus* nachgewiesen. Sie verschwinden erst im Pleistozän aus West- und Mittel-Europa. Ähnlich wie unter den Beutlern sind innerhalb der sciromorphen Nager mehrfach unabhängig voneinander flugfähige Formen entstanden.

Die Schläferartigen (Gliroidea) bilden eine einheitliche Gruppe unter den Nagern. Sie werden meist als Angehörige der Myomorpha klassifiziert. Da die Kaumuskulatur bei den primitiveren Gliroiden jedoch nicht als myomorph, sondern als sciromorph zu bezeichnen ist, erscheint eine Zuordnung zu den Sciromorpha als inc. sed. eher gerechtfertigt, sofern man sie nicht wegen ihrer etwas abweichenden Merkmalskombination (z. B. Backenzahn muster) als eigene Unterordnung (Glirimorpha) trennt. Unter den Glirimorphen sind die vorwiegend baumbewohnenden Schläfer

(Gliridae) und die wüstenbewohnenden Salzkrautbilche (Seleviniidae) zu trennen. Während die Seleviniden gegenwärtig nur in Kasachstan vorkommen, sind die Gliriden disjunkt in Eurasien (Europa, West- und Zentralasien, Japan) und in Afrika (Nordwestafrika und Afrika südlich der Sahara) verbreitet. Herkunft und Verbreitungsgeschichte der Seleviniden sind mangels entsprechender Fossilfunde noch in Dunkel gehüllt, doch bestätigen sie die einst weitere Verbreitung („*Plioselevinia*“ aus Europa). Demgegenüber ist die Fossildokumentation der Gliriden ungleich vollständiger. Mit *Gliravus* (Microparamyinae) aus dem Mittel-Eozän Europas ist die Wurzelgruppe benannt, die morphologisch zwischen den übrigen Paramyiden und Gliriden vermittelt, wie dies auch in der wechselnden systematischen Zuordnung zum Ausdruck kommt. Innerhalb der Gliriden sind die Glirinae und die Graphiurinae zu unterscheiden, sofern man nicht auch *Muscardinus* als Angehörige einer eigenen Unterfamilie (Muscardinae = Leithiinae) wertet. Die Pinselschwanzbilche (Graphiurinae mit *Graphiurus*) sind gegenwärtig mit zahlreichen Arten in den Waldgebieten Afrikas südlich der Sahara und des Sudans bis zum Kapland verbreitet. Ihre Herkunft ist noch ungeklärt. Innerhalb der Glirinae sind zahlreiche Stämme zu unterscheiden, die auf eine oligozäne Radiation schließen lassen (*Heteromyoxus*, *Bransatoglis*, *Muscardinulus*, *Glirudinus*, *Glis*, *Peridyromys*, *Dryomys*, *Microdryromys*, *Glirulus*, *Myomimus*). Tiergeographisch bemerkenswert ist das Vorkommen der heute nur in Japan heimischen Gattung *Glirulus* im Jung-Tertiär Europas und von *Myomimus* im Plio-Pleistozän von Mitteleuropa und Westasien bzw. im Jung-Tertiär auch auf Mittelmeerinseln (Rhodos, Sardinien). *Myomimus* ist gegenwärtig ein Bewohner offener Landschaften Innerasiens und Osteuropas. Im Pleistozän in Israel noch häufig (= „*Philistomys*“), stirbt *Myomimus* dort in der jüngsten Bronzezeit aus. Aus dem Pleistozän von Mittelmeerinseln sind insulare Großformen der Gliriden bekannt (z. B. *Leithia melitensis* von Malta). *Tyrrhenoglis* ist ein Gliride aus dem Villafranchium von Sardinien. Die meist als Angehörige der Gliroidea klassifizierten Stachelbilche („Platacanthomyidae“) sind Angehörige der Cricetiden (s. u.).

Die verschiedentlich als Angehörige der Sciromorpha klassifizierten Biber (Castoridae) sind hier auf Grund ihrer etwas abweichenden Merkmalskombination als eigene Unterordnung (Castorimorpha) gewertet. Eine unabhängig von den Sciuriden erfolgte Abstammung von Paramyiden ist anzunehmen. Die Castoriden sind gegenwärtig im gemäßigten Bereich der Holarktis verbreitet. Sie erscheinen mit den ältesten Formen (*Agnotocastor*) im Alt-Oligozän (Chadronian) Nordamerikas. Aus dem Jung-Tertiär sind aus Nordamerika und Eurasien zahlreiche Gattungen (*Palaeocastor*, *Steneofiber*, *Monosaulax*, *Eucastor*, *Anchitheriomys*, *Dipoides*, *Castor*) bekannt geworden, von denen manche holarktisch verbreitet waren. Sie dokumentieren die einstige Artenfülle der ursprünglich terrestrisch-subterrane lebenden Castoriden, die gegenwärtig nur durch eine einzige Gattung (*Castor*), die zahlreiche Anpassungen an eine aquatische Lebensweise erkennen lässt, vertreten werden. Noch im Pleistozän waren Großformen in Nordamerika (*Castoroides*) und Eurasien (*Trogontherium*) verbreitet.

Die systematische Stellung der Springhasen (Pedetidae) und der Dornschwanzhörnchen (Anomaluridae) wird seit langem diskutiert. Es handelt sich um zwei völlig verschiedene Lebensformtypen, die jedoch nach anatomischen Merkmalen (z. B. Fetalmembranen, Kopfarterienverlauf) untereinander näher verwandt sind und — sofern man sie nicht als Sciromorpha inc. sed. klassifiziert — mit BUGGE als eigene Unterordnung (Anomaluromorpha) zusammengefaßt werden können. Pedetiden und Anomaluriden sind gegenwärtig auf Ost- und Südafrika (Pedetidae) bzw. Zentralafrika beschränkt. Der einzige lebende Vertreter der Springhasen, *Pedetes caffer*, wurde ursprünglich wegen des entfernt springmausähnlichen Aussehens zu den Dipodiden, später zu den Hystricomorphen gestellt. Die Merkmalskombination

spricht für den langen phyletischen Eigenweg von *Pedetes*. Fossilfunde aus dem Jung-Tertiär Afrikas (z. B. *Megapedetes*) geben keine Hinweise auf die Herkunft der Pedetiden. Tiergeographisch ist der Nachweis von *Megapedetes* aus dem Jung-Miozän von Chios (Ägäis) und Vorderasien (Anatolien) bemerkenswert. *Megapedetes* ist zweifellos ein Einwanderer aus Afrika.

Die Herkunft der Anomaluriden ist zwar gleichfalls mangels geeigneter Fossilfunde ungeklärt, doch kommt eine Ableitung von alttertiären Theridomyiden, wie sie meist wegen des Baues der Backenzähne angenommen wurde, nicht in Betracht. Fossilfunde aus dem älteren Miozän Ostafrikas (*Paranomalurus* und *Zenkerella*) belegen nach LAVOCAT die bereits damals vollzogene Trennung der Anomalurinae und Zenkerellinae und sprechen zugleich für den autochthonen Charakter dieser Nager in Afrika. Dies wird auch durch vermutliche Anomaluridenreste aus dem Oligozän des Fayum bestätigt. Die Dornschwanzhörnchen sind Gleitflieger mit seitlichen Flughäuten, die von einem vom Ellenbogengelenk ansitzenden Knorpelstab gestützt werden.

Die nur aus dem Alt-Tertiär Europas bekannt gewordenen Theridomyiden (einschließlich „Pseudosciuridae“) sind die einzigen Angehörigen der **Theridomorpha**. Die Pseudosciurinen, die im Mittel-Eozän mit *Protadelomys* und *Paradelomys* erscheinen, lassen sich von Paramyiden (*Microparamyinae*) ableiten. Sie sind die Stammformen der Oltinomyinae, Theridomyinae und Issiodoromyinae, unter denen im Oligozän nach HARTENBERGER auf Grund der unterschiedlichen Evolutionstendenzen im Gebiß mehrere Stämme (*Oltinomys*; *Theridomys* einschließlich *Blainvillimys*, *Archaeomys*; *Issiodoromys*, *Columbomys*) zu unterscheiden sind. Das Backenzahngebiß dieser Nager ist hochspezialisiert (pentalophodonte, hypsodonte bis wurzellose Zähne). Die Theridomyiden haben die damaligen Trockensteppen bewohnt. Sie sterben im Oligozän wieder aus. Wie bereits oben erwähnt, bestehen keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Anomaluriden.

Die **Myomorphen** zählen gegenwärtig zur artenreichsten Nagetiergruppe. Sie ist auch heute noch in voller stammesgeschichtlicher Entfaltung, was die Artenfülle verständlich macht, zugleich aber auch — vor allem durch zahlreiche Parallelerscheinungen — die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen sehr erschwert. Abgrenzung und Gliederung der Myomorphen werden diskutiert, indem einerseits die Einordnung der Gliroidea angenommen wird, andererseits die Zugehörigkeit der Rhizomyoidea zu den Myomorpha verschiedentlich in Frage gestellt wurde. Entsprechend der Merkmalskombination sind hier die Muroidea (einschließlich Cricetoidea und Rhizomyoidea) und die Dipodoidea unterschieden.

Innerhalb der Dipodoidea sind die etwas ursprünglicheren Hüpfmäuse (Zapodidae) und die spezialisierteren Springmäuse (Dipodidae) auseinanderzuhalten. Manche primitive (sciromorphe) Merkmale trennen sie von den Muroidea. Wie diese sind sie von jung-eozänen Sciuraviden (*Simimys*) abzuleiten. Die Zapodiden sind gegenwärtig holarktisch verbreitet, indem sie in Eurasien von Mitteleuropa bis Japan und Südchina (Szetschuan), in Nordamerika vom südlichen Alaska und Labrador im Norden bis annähernd zum 35. Breitengrad im Süden vorkommen. Die Dipodiden hingegen sind rein altweltlicher Verbreitung und aus Nord- und Nordostafrika, Kleinasien, der südlichen UdSSR von der Krim bis zum Aralsee, Zentral- und Ostasien bekannt. Die ältesten Zapodiden erscheinen mit den Sicistinae (*Plesiosminthus* einschließlich *Parasminthus*) im Oligozän Europas und haben im jüngsten Oligozän bzw. im ältesten Miozän (Arikareean) auch Nordamerika (*Schaubeumys*, *Megasminthus*) erreicht. Von miozänen Sicistinen sind nicht nur die übrigen Streifenmäuse wie *Sminthozapus* im Pliozän und *Sicista* im Quartär abzuleiten, sondern auch die Zapodinen, die mit *Pliozapus* und *Zapus* im Pliozän, mit *Eozapus* und *Napaeozapus* im Pleistozän auftreten.

Die wesentlich höher spezialisierten Dipodiden lassen sich gleichfalls von primitiven Siciстinen ableiten. Die rezenten Springmäuse sind Bewohner von Trockengebieten, die als Angehörige mehrerer Stämme (Dipodinae: *Allactaga*, *Jaculus*, *Scirtopoda*, *Dipus*; Cardiocrainiinae: *Cardiocranius*, *Salpingotus*; Euchoreutinae: *Euchoreutes*) anzusehen sind. Die erdgeschichtlich ältesten Dipodiden erscheinen mit *Paralactaga* und *Protalactaga* im Jung-Miozän Asiens. Im Gebiß noch ursprünglich gebaut, zeigt der Hinterfuß bereits eine Verschmelzung der mittleren Metapodien, wie sie für den Springfuß dieser Nager charakteristisch ist. Es sind primitive Pferdespringer, die mit *Allactaga* im Jung-Pleistozän — zusammen mit anderen Steppenelementen wie Pfeifhasen und Saiga-Antilopen — zeitweise bis nach Westeuropa verbreitet waren.

Die heutigen Wüstenspringmäuse (*Dipus*, *Jaculus*) sind hochspezialisierte Bewohner der Wüsten Nordafrikas, Vorder- und Zentralasiens. Sie sind eine Parallel zu den nordamerikanischen Taschenspringern und Känguruhratten (*Dipodomys*, *Microdipodops*) unter den Heteromyiden. Sie sind im Pliozän durch *Sminthoides* und im Pleistozän durch *Dipus* aus Asien nachgewiesen. Nordafrika haben sie erst im Quartär besiedelt.

Innerhalb der viel artenreichereren Muroidea kommt den Cricetiden eine zentrale Stellung zu (Abb. 74). Freilich darf nicht übersehen werden, daß die rezenten Cricetiden in mancher Hinsicht spezialisierter sind als die Muriden. Die Wühler (Cricetiden ohne „Microtinae“, die hier als eigene Familie [Arvicolidae] gewertet werden) sind gegenwärtig fast weltweit verbreitet. Sie fehlen der australischen Region, der Antarktis und dem südöstlichen Asien und haben auch Inseln und Inselgruppen, wie etwa Ceylon, Madagaskar, die Antillen und die Galapagos-Inseln, besiedelt. Als gemeinsame Stammgruppe mit den Dipodoidea gilt *Simimys* als Angehöriger der Sciuravidae aus dem Jung-Eozän Nordamerikas. Die ersten Cricetiden erscheinen im älteren Oligozän Nordamerikas (*Eumys*, *Scottimus*), Asiens (*Cricetops*) und Europas (*Eucricetodon*, *Paracricetodon*, *Heterocricetodon*). In Europa sind sie zweifellos Einwanderer (aus Asien), was wohl auch für *Eumys* aus Nordamerika anzunehmen ist, da diese Gattung evoluerter ist als die eurasiatischen oligozänen Cricetiden. Diese ältesten Cricetiden gehören bereits drei getrennten Linien an (*Eumyini*, *Cricetopini* und *Cricetodontini*). Von miozänen Eumyinen (*Paciculus*) Nordamerikas lassen sich die Neuweltmäuse (Hesperomyinae) ableiten, die mit *Copemys* bzw. *Peromyscus* bereits im Mittel-Miozän auftreten. Sie begannen sich bereits im Clarendonian und Hemphillian aufzuspalten und sind im Plio-Pleistozän auch nach Südamerika gelangt. Dort kam es dank einer Fülle von freien ökologischen Nischen mehrfach zu Radiativen, die zu einer Artenzahl und Formenmannigfaltigkeit führten, wie sie in der Alten Welt nur durch Cricetiden, Arvicoliden und Muriden gemeinsam erreicht wurde. Als ursprüngliche Waldbewohner (z. B. *Akodon*-Arten) haben sie nicht nur die offene Landschaft bis zu den alpinen Matten hin erobert (z. B. *Sigmodon*- und *Phyllotis*-Gruppe, *Eligmodontia*), sondern auch sumpfige, aquatische (z. B. *Scapteromys*- und *Ichthyomys*-Gruppe) und subterrane Lebensräume (z. B. *Notiomys*, *Kunsia*) besiedelt. Die zahlreichen Parallelerscheinungen betreffen neben dem Habitus auch das Gebiß (z. B. Vereinfachung des Molarenmusters bei Lophodontie und Hypsodontie der Molaren) und den Verdauungstrakt. Bemerkenswert ist das Vorkommen insularer Großformen im Quartär Westindiens (*Megalomys* von den Kleinen Antillen). Der *Peromyscus*-Stock Nordamerikas (*Peromyscus*, *Ochrotomys*, *Reithrodontomys*, *Neotomodon*, *Baiomys* usw.) bildet die primitivste Gruppe innerhalb der rezenten Hesperomyinen. Hesperomyinen waren auch im Plio-Pleistozän Nordamerikas artenreich vertreten (z. B. *Macrognathomys*, *Oryzomys*, *Reithrodontomys*, *Baiomys*, *Onychomys*, *Eligmodontia*, *Neotoma*).

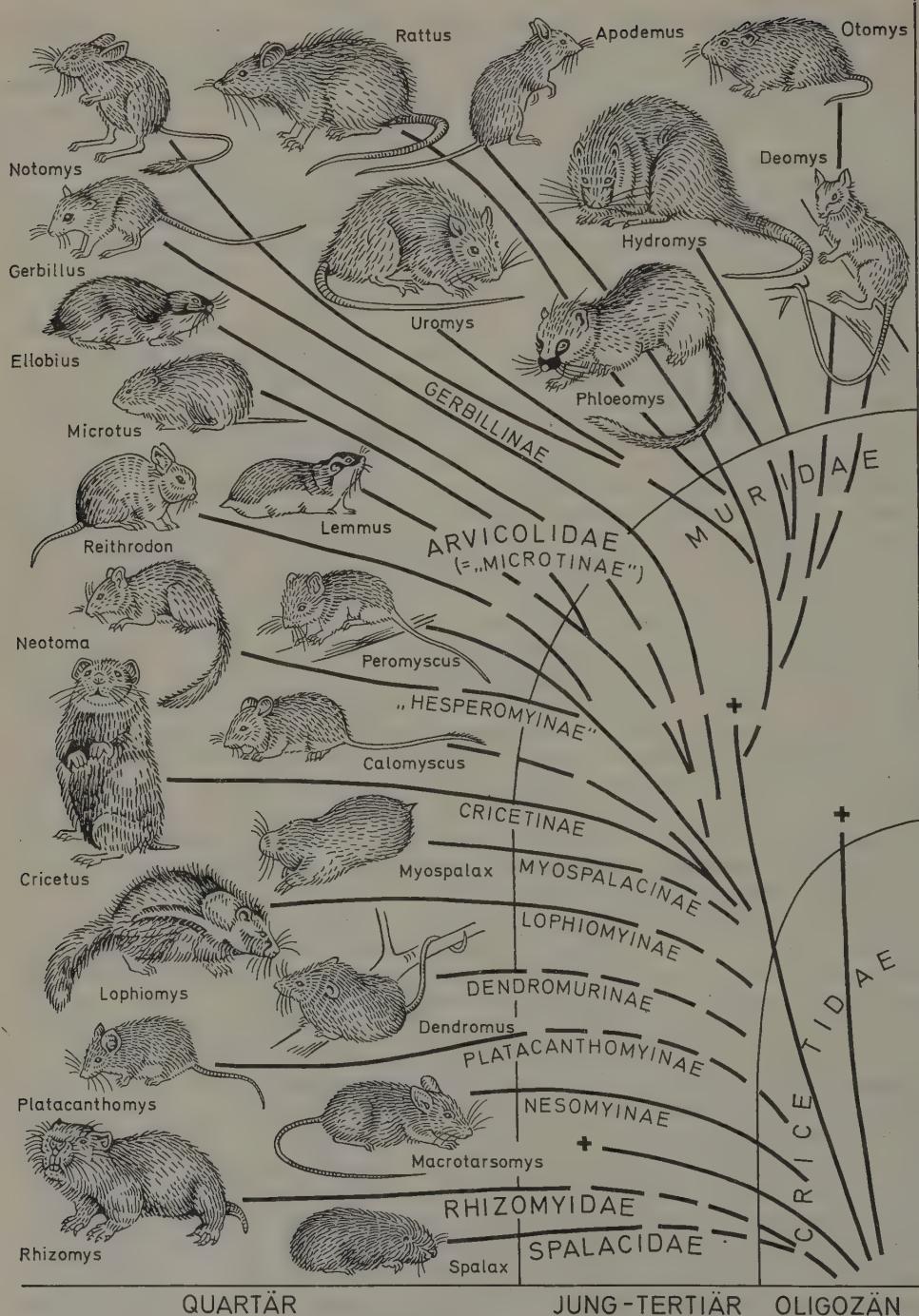


Abb. 74. Die Evolution der Muroidea innerhalb der myomorphen Nagetiere. Die Cricetiden als zentrale Gruppe. Wühlmäuse (Arvicolidae = „Microtiniae“) und Langschwanzmäuse (Muridae) als erdgeschichtlich jüngste Familien. Beachte zahlreiche Parallelerscheinungen (s. auch Text).

Im Miozän Eurasiens sind die Cricetodontinen und Cricetinen mit mehreren Stammlienien (*Cricetodon*, *Cotimus*, *Megacricetodon*, *Copemys* = *Democricetodon*), die sich nach THALER jedoch nicht von den heimischen oligozänen Cricetiden ableiten lassen, vertreten. Sie erreichten im Miozän auch Afrika (z. B. *Myocricetodon*, *Afrocriketodon*, *Mellalomys*, *Notocricetodon*, *Protarsomys*). Aus jungtertiären Cricetodontinen haben sich außer *Ruscinomys*, *Rotundomys* und *Trilophomys* in Europa, nicht nur die allgemein als Angehörige der Muriden klassifizierten Dendromurinae (z. B. *Dendromus*, *Steatomys*), die Cricetomyinae (*Cricetomys*, *Beamys*), die Otomyinae (*Otomys*), die Mähnenratten (*Lophiomys*) und *Mystromys* in Afrika entwickelt, sondern auch die Rennmäuse (Gerbillinae) und die Madagaskarratten („*Nesomyinae*“). Die Nesomyinen haben auf Madagaskar eine erstaunliche Fülle von Lebensformtypen hervorgebracht, die mit Springmäusen (*Macrotarsomys*), mit Ratten oder echten Mäusen (*Nesomys* und *Brachytarsomys*), Wühlmäusen (*Brachyuromys*), Schläfern (*Eliurus*) und Kaninchen (*Hypogeomys*) verglichen werden können. Mit *Afrocriketodon* und *Protarsomys* sind zwei der Wurzelgruppe nahestehende Gattungen aus dem Alt-Miozän von Ostafrika durch LAVOCAT beschrieben worden. Die Gerbillinen lassen sich nach JAEGER von der *Myocricetodon*-Gruppe ableiten, die im Jung-Miozän Nordafrikas heimisch war. Demnach wäre der (nord-)afrikanische Ursprung der Rennmäuse belegt, die als hochspezialisierte Steppen- und Wüstenbewohner gegenwärtig über weite Teile Eurasiens und Afrikas verbreitet sind. Ihr Ursprungsgebiet (? Afrika, ? Asien) wird seit langem diskutiert. Cytotaxonomische, zoogeographische und ökologische Befunde sprechen für mehrere Entstehungszentren im afrikanisch-vorderasiatischen Raum. Mit *Protatera* erscheinen die Gerbillinen im jüngsten Miozän Nordafrikas. Im Pliozän sind *Pseudomeriones*-Arten aus dem Pliozän Südosteuropas, Klein- und Ostasiens bekannt geworden. *Epimeriones* aus dem Mio-Pliozän Europas ist kein Angehöriger der Gerbillinen.

Aus der miozänen *Copemys*-Gruppe haben sich nach FAHLBUSCH in Eurasien die Hamster (Cricetini) entwickelt. *Cricetus* erscheint im Jung-Miozän Europas, *Sinocricetus* und *Nannocricetus* in Asien. *Calomyscus* und *Mesocricetus* sind erstmalig im Jung-Pliozän Südosteuropas nachgewiesen. Unter den quartären Hamstern sind mehrere Linien (z. B. *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetus*, *Mesocricetus*) zu unterscheiden. Zwerghamster (*Cricetulus*) waren im Jung-Pleistozän vorübergehend bis nach Westeuropa verbreitet.

Eine eigene Gruppe bilden die durch ihre grabende Lebensweise im Aussehen den Maulwürfen ähnlichen Mäuse (*Myospalacini* = „*Siphneidae*“: *Myospalax*) Zentral- und Ostasiens. Sie erscheinen mit *Prosiphneus* im Jung-Miozän Ostasiens. Es lassen sich mehrere parallele Linien unterscheiden.

Die meist als Angehörige der Gliroidea klassifizierten Stachelbilche (Platacanthomysinae) Indiens und Südasiens sind spezialisierte hamsterartige Nager, die mit *Neocometes* im Jung-Tertiär in Europa heimisch waren. Ihr heutiges Verbreitungsgebiet entspricht einem Relikttareal. Nach FEJFAR gehören *Neocometes* und die beiden rezenten Gattungen (*Typhlomys* und *Platacanthomys*) drei getrennten Stammlinien an, die auf eine gemeinsame oligozäne Ahnenform zurückzuführen sind.

Zu den erdgeschichtlich jüngsten Abkömmlingen von Cricetiden zählen die Wühlmäuse (Arvicolidae = „*Microtinae*“) und die „echten“ oder Langschwanzmäuse (Muridae). Erstere werden meist nur als Unterfamilie der Cricetiden gewertet, doch erscheint eine Abtrennung als eigene Familie durchaus gerechtfertigt. Die Arvicoliden bilden morphologisch und cytogenetisch eine einheitliche Gruppe, die gegenwärtig nach den Muriden und den Heteromyinen zur artenreichsten Einheit innerhalb der Muroidea zu zählen ist. Sie haben sich vielfach zu Gras- und Wurzelfressern mit lophodonten und meist auch hypsodonten Molaren entwickelt. Diese

Ernährungsweise hat zweifellos zu ihrer weiten Verbreitung auf der Nordhemisphäre (einschließlich Nordafrika) beigetragen. Das mehrfache Auftreten von Cricetiden mit „microtoidem“ Gebiß im Pliozän erschwert die taxonomische Beurteilung fossiler Formen (z. B. *Microtodon* = „*Baranomys*“, *Microtoscopetes*) sehr. Sie erscheinen mit *Promimomys* (= „*Prosomys*“ = „*Polonomys*“) im ältesten Pliozän Eurasiens (Ruscinius) und Nordamerikas (Late Hemphillian). Innerhalb der Arvicoliden lassen sich die Arvicolinae, unter denen dem kaukasischen „Mull-Lemming“ (*Prometheomys*) eine gewisse Sonderstellung zukommt, der durch die Abtrennung als Tribus (Prometheomyini) Rechnung getragen wird, und die Lemminae unterscheiden. Die Mull-Lemminge (*Ellobius*) sind nach GROMOV keine Arvicoliden, sondern Cricetinae.

Die Lemminae (*Synaptomys*, *Myopus*, *Lemmus*) erscheinen mit *Synaptomys* und *Pliolemmus* im Blanean Nordamerikas. Die heute von Alaska und Kanada im Norden bis Nord-Carolina im Süden heimischen Lemmingmäuse (*Synaptomys*) waren im Pleistozän bis nach Florida verbreitet. Sie sind möglicherweise altweltlicher Herkunft, wie der erst in jüngster Zeit gelungene Nachweis im Villafranchium von Transbaikalien vermuten läßt. Die eigentlichen Lemminge sind Wald- (*Myopus schisticolor*) und Tundrenbewohner (*Lemmus*) des nördlichen Eurasiens bzw. Nordamerikas. Sie erscheinen als älteste Wühlmäuse mit wurzellosen Molaren erstmals im Villanyium (= Jung-Villafranchium), doch waren es keine Tundrenbewohner, da sie mit Waldformen und mit mediterranen Faunenelementen vergesellschaftet vorkommen. Als Kaltformen treten sie in Europa erstmals zur Mindel-Kaltzeit auf. Im Jung-Pleistozän waren Berg-Lemminge (*Lemmus lemmus*) zu den Kalt-Zeiten auch in Mitteleuropa heimisch.

Innerhalb der Arvicolinae entstehen nach CHALINE durch eine erste Radiation in Eurasien die *Dolomys*-, *Pliomys*- und die *Mimomys*-Gruppe, in Nordamerika *Pliopotamys* als Ahnenform der *Ondatra*-*Neofiber*-Gruppe. *Proneofiber* aus dem Kansan Nordamerikas gilt als Stammform von *Neofiber*. Die wurzelähnige *Pliomys*-Gruppe wird gegenwärtig durch *Dinaromys bogdanovi* in Montenegro und die *Alticola*-Gruppe in Zentralasien vertreten. Eine ähnliche Reliktform wie *Dinaromys* ist die kaukasische Prometheus-Maus (*Prometheomys schaposchnikowi*) als einziger rezenter Angehöriger der Prometheomyini. Die Mull-Lemminge (*Ellobiini*), die mit *Ellobius* gegenwärtig in den Steppen und Halbwüsten des südlichen Transuraliens heimisch sind, waren nach BATE und TCHERNOV im Pleistozän bis ins westliche Vorderasien (Israel) und Nordafrika (Sudan) verbreitet. Die derzeit in ganz Nordasien und den arktischen Gebieten Nordamerikas bis Grönland heimischen Halsbandlemminge (*Dicrostonychini*) erscheinen mit *Praedicrostonyx* in einer *Pliomys*-Fauna (? ältestes Pleistozän) von Alaska. In den pleistozänen Kaltzeiten (z. B. Riß, Würm) waren Halsbandlemminge in den Tundrenzonen von Europa über Sibirien und Alaska bis zur Atlantikküste Nordamerikas verbreitet. Noch zur jüngsten Eiszeit war *Dicrostonyx* mit *D. gulieli* und *D. henseli* in Mitteleuropa häufig. Entsprechend den unterschiedlichen Auffassungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge ergeben sich verschiedene verbreitungsgeschichtliche Probleme. Nach GUILDAY war *D. hudsonicus* noch im Spätglazial in Pennsylvanien heimisch, und das gegenwärtige Verbreitungsgebiet in Ostkanada ist ein Reliktareal. Das ursprünglich kontinuierliche Verbreitungsgebiet von *Dicrostonyx* in Nordamerika wurde durch die Wisconsin-Vereisung getrennt, so daß nach der Wiederbesiedlung der eisfrei werdenden Gebiete gegenwärtig die Baffin Bay das Areal trennt.

Die Steppenlemminge (Lagurini), die heute disjunkt in Osteuropa, Zentralasien und im westlichen Nordamerika\* vorkommen, waren mit *Lagurus* während des Pleistozäns in den kontinentalen Steppenphasen mehrmals bis nach Mittel- und Westeuropa (einschließlich England) verbreitet. Sie erscheinen erstmals mit *Lagurodon* im Vil-

lanyium (Jung-Villafranchium) in Europa und markieren dadurch die 2. Einwanderung von Wühlmäusen mit wurzellosen Backenzähnen. *Prolagurus* ist für das Alt-Pleistozän Europas (Bihar) charakteristisch.

Innerhalb der Arvicolini kommt *Mimomys* und *Allophaiomys* eine zentrale Stellung zu. Aus verschiedenen *Mimomys*-Arten entwickeln sich während des Pleistozäns sowohl *Arcivola* als auch *Microtus* und *Pityomys* (über *Allophaiomys*) als wurzellose Formen. *Allophaiomys* erscheint vorübergehend im Jung-Villanyium und mit *A. pliocaenicus* am Beginn des Biariums in Europa und markiert damit kühtere Phasen. *Microtus* und *Arvicola* sind gegenwärtig mit mehr als 200 (Unter-)Arten auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet. Sie besiedeln die Tiefländer ebenso wie die hochalpinen Matten. Die nordische Wühlmaus (*Microtus oeconomus*), die heute diskontinuierlich in Europa, Asien und Nordamerika vorkommt, war im Jung-Pleistozän ebenso wie die Schneemaus (*M. nivalis*), die heute disjunkt in den Pyrenäen, Alpen, Karpaten, Kaukasus und Gebirgen des Balkans und Kleinasiens lebt, vorübergehend auch in ganz Mitteleuropa verbreitet. Neben diesen Formen mit wurzellosen Zähnen treten jene mit bewurzelten Molaren (z. B. *Clethrionomys*) zurück.

Die „echten“ oder Langschwanzmäuse (Muridae) sind gleichfalls Abkömmlinge von Cricetiden. Sie sind auf die Alte Welt (Eurasien, Afrika, Australien) beschränkt und überschreiten den nördlichen Polarkreis nur in Europa. Sie sind außer den Fledertieren und den vom prähistorischen Menschen eingeführten Dingo die einzige Gruppe placentaler Säugetiere, welche die australische Region (einschließlich Tasmanien) besiedelte. Ihre gegenwärtige Artenfülle steht mit dem erdgeschichtlich jungen Alter in Zusammenhang. Als ältester Angehöriger der Muriden gilt *Antemus* aus dem Chinji (= jüngeres Mittel-Miozän) von Südasien. Mit *Progonomys* und *Parapodemus* erscheinen die Muriden erstmals im Jung-Miozän (Vallesium) auch in Europa und Nordafrika, was für ihre Einwanderung aus dem südlichen Asien spricht. Gegenwärtig sind die Altweltmäuse vor allem in Südostasien, aber auch in Afrika und Australien artenreich verbreitet. Innerhalb der Muriden werden außer den Dendromurinae und Otomyinae allgemein die Murinae, Phloeomyinae, Rhynchosominae und Hydromyinae unterschieden, von denen die letzteren im indomalayisch-australischen Bereich heimisch sind. Die Dendromurinae und die Otomyinae sind jedoch Angehörige der Cricetiden. Von den Murinae tritt *Apodemus*, die sich von *Parapodemus* ableiten lässt, erstmalig im jüngsten Turolium Europas, *Rattus* nach BLACK im Nagri Südasiens auf. Im Plio-Pleistozän erscheinen *Micromys* und *Mus*. Interessant ist die Formenfülle der australischen Muriden, die durch die Murinae (z. B. *Rattus*, *Mastacomys*) und die Hydromyinae (z. B. *Hydromys*, *Leptomys*, *Pseudohydromys*, *Xeromys*) vertreten werden. Sie wird nur durch eine adaptive Radiation verständlich, die seit dem Erreichen von Neuguinea im Pliozän bzw. des australischen Festlandes im Pleistozän erfolgte. Sie führte zum Entstehen von maus- und rattenähnlichen (*Pseudomys*), wühlmaus- (*Mastacomys*), springmaus- (*Notomys*) und hörnchenähnlichen Typen (*Mesembriomys*). Insulare Großformen sind vor allem aus dem Pleistozän von Kreta (*Kritimys*), von den Kanarischen Inseln (*Canariomys*), von Flores (*Spelaeomys*) und Timor (*Coryphomys*) bekannt geworden.

Die untereinander näher verwandten Wurzelratten (Rhizomyidae) und Blindmäuse (Spalacidae) sind — wie bereits oben erwähnt — Angehörige der Muroidea, die durch ihre subterrane Lebensweise adaptiv stark verändert sind. Abgesehen von der unterschiedlichen taxonomischen Bewertung gehen auch die Meinungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge stark auseinander. Die Rhizomyiden sind gegenwärtig disjunkt in der Paläotropis verbreitet (*Rhizomys* und *Cannomys* in Südostasien, *Tachyoryctes* im östlichen Afrika), während die Spalaciden in der südlichen europäischen UdSSR, Südosteuropa und der östlichen Mittelmeerregion vor-

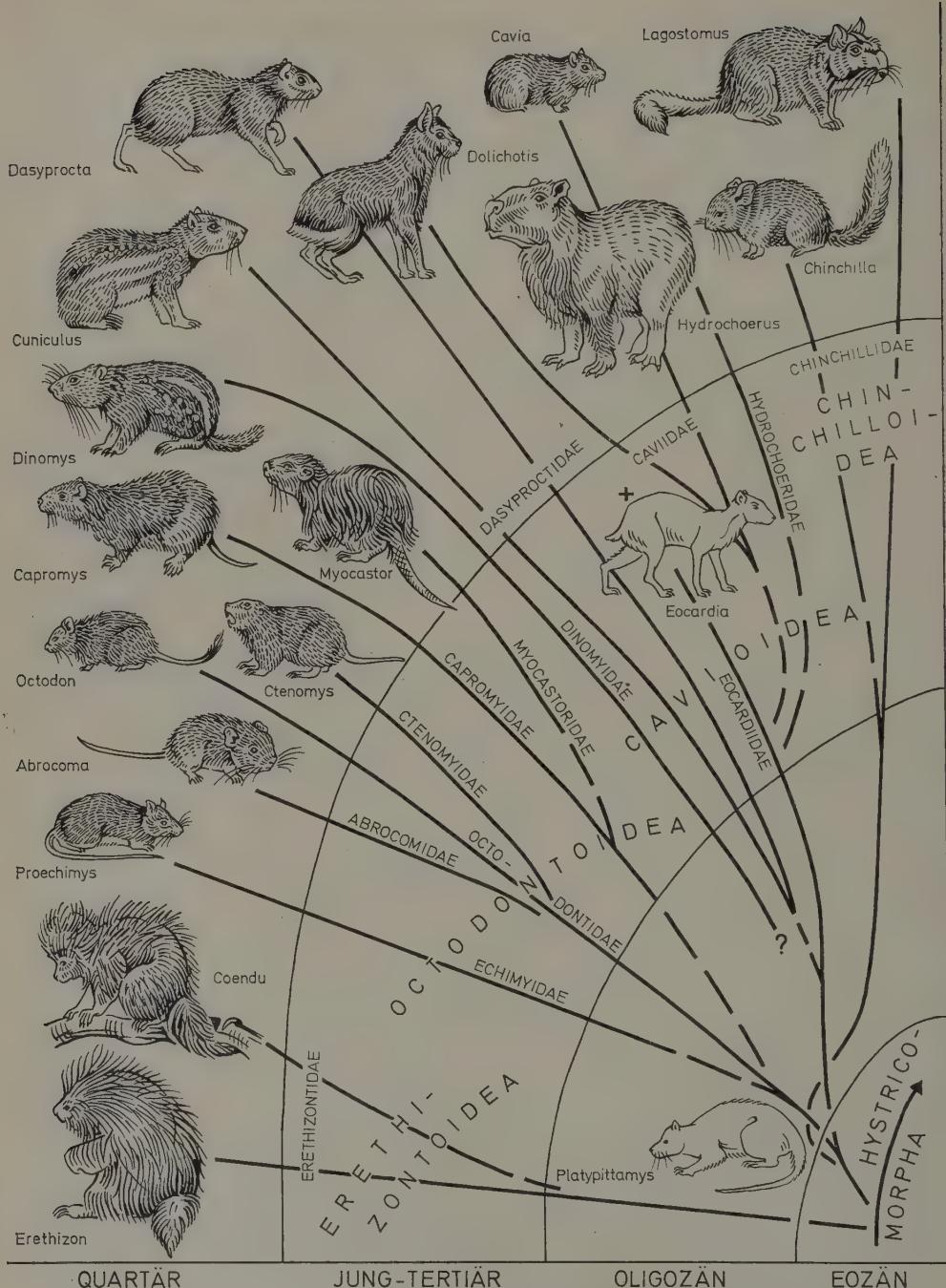


Abb. 75. Die Evolution der caviomorphen Nagetiere, die von altweltlichen Hystricomorpha abzuleiten sind. Beachte frühe Abspaltung der Erethizontidae. Octodontoidea als zentrale Gruppe. Adaptive Radiation der caviomorphen Nagetiere im Oligo-Miozän Südamerikas. Stammesgeschichtliche Herkunft der Dinomyidae fraglich.

kommen. Die Rhizomyoidea lassen sich mit *Anomalomys* (= ? *Miospalax*) bis in das Mittel-Miozän Europas zurückverfolgen. In Asien treten sie mit *Kanisamys* im Jung-Miozän auf, zu denen im Pliozän *Pararhizomys*, *Brachyrhizomys* und *Rhizomys* kommen. Mit *Tachyoryctes* sind die Rhizomyiden im Pliozän erstmals auch aus Afrika nachgewiesen. Innerhalb der „Spalaciden“ sind mehrere Linien zu unterscheiden. *Prospalax* erscheint im Jung-Miozän (Turoliense) Europas, im Pliozän (Ruscinium) ist neben *Pliospalax* bereits auch *Spalax* im südöstlichen Europa vertreten. Im Jung-Pleistozän war *Spalax* über die heutige Westgrenze in Ungarn hinaus bis nach Österreich verbreitet.

Als letzte Unterordnung der Nagetiere sind hier die **Hystricomorpha** besprochen. Mit ihrer Stammes- und Verbreitungsgeschichte sind zahlreiche Probleme verknüpft, von denen manche auch gegenwärtig keineswegs als endgültig gelöst angesehen werden können. Die Grundfrage lautet: Sind die alt- und neuweltlichen hystricomorphen Nager untereinander näher verwandt, oder sind es Parallelstämme, die sich unabhängig voneinander aus Paramyiden entwickelt haben? Weitere Fragen betreffen die taxonomische Stellung der Sandgräber (Bathyergidae) und der Baumstachler (Erethizontidae). Anatomische, embryologische und parasitologische Befunde sprechen auf Grund von Synapomorphien für eine gemeinsame Wurzelgruppe der alt- und neuweltlichen hystricomorphen Nager. Letztere werden allgemein als Caviomorpha den altweltlichen Hystricomorpha gegenübergestellt (Abb. 75). Die Annahme einer gemeinsamen Stammgruppe bedeutet zugleich ein tiergeographisches Problem, doch entspricht die Situation jener der Alt- und Neuweltaffen (s. o.).

Die ältesten Caviomorphen sind aus dem Alt-Oligozän (Deseadense) Südamerikas mit primitiven Erethizontiden (*Protosteiriomys*) und Octodontiden (*Platypittamys*) nachgewiesen. Sie bestätigen damit die frühe Trennung der Erethizontoidea von den übrigen Caviomorphen und die spätestens im jüngsten Eozän erfolgte „Einwanderung“ der Caviomorphen in Südamerika. Eine derartige Immigration ist nach der damaligen paläogeographischen Situation und der Meeresströmung (s. o.) per Drift (durch Bauminseln) durchaus möglich. Auch aus dem Alt-Oligozän Nordafrikas sind mit den Phiomiden (*Phiomys*, *Metaphiomys*) primitive hystricomorphe Nager bekannt, welche der gemeinsamen Wurzelgruppe nahestehen. Innerhalb der Caviomorphen lassen sich die Erethizontoidea, Octodontoidea, Cavioidae und die Chinchilloidea unterscheiden. Mit Ausnahme der Erethizontiden, die im Norden bis Kanada und Alaska vorgedrungen sind, sind sie auf die neotropische Region beschränkt. Die Baumstachler sind mit verschiedenen Gattungen (z. B. *Eosteiriomys*, *Hypsosteiriomys*, *Neosteiriomys*) im Jung-Tertiär Südamerikas heimisch. *Erethizon* erscheint im Jung-Pliozän und hat sich im Quartär über Mittelamerika bis nach Nordamerika verbreitet. Die Gattung *Coendou* wird für das Pleistozän Kaliforniens angegeben. Unter den übrigen Caviomorphen kommt den Octodontoidea eine zentrale Rolle zu. Sie sind gegenwärtig mit mehreren Familien auf Südamerika und Westindien (Capromyidae) beschränkt. Innerhalb der Cavioidae bilden die Eocardiidae des Oligo-Miozän (z. B. *Eocardia*, *Schistomys*) die zentrale Gruppe. Aus miozänen Eocardiiden sind die Caviiden hervorgegangen, die im Pliozän mit den Maras (*Prodolichotis*, *Pliodolichotis*) und den Meerschweinchen (*Palaeocavia*, *Neocavia*) erscheinen, aus denen sich im Pleistozän *Dolichotis* und *Cavia* bzw. verwandte Gattungen entwickeln. Eine eigene Gruppe bilden die Wasserschweine (Hydrochoeridae), die im jüngsten Miozän (Chasicoense) mit den Cardiatheriinae (*Cardiatherium*) erscheinen und im Pliozän durch *Anchimysops* und *Protohydrochoerus* (*Protohydrochoerus*, *Chapalmatherium*) vertreten wurden. Aus Cardiatherinen entwickeln sich die Hydrochoerinae (*Hydrochoeropsis*, *Neochoerus*, *Hydrochoerus*) des Quartärs, die im Pleistozän mit *Neochoerus* auch in Mittel- und Nordamerika verbreitet waren. *Villarroelomys*

aus dem Deseadense Boliviens ist kein Angehöriger der Hydrochoeriden, sondern beruht auf einem Milchzahn eines Cephalomyiden. Die meist als Angehörige einer Familie (Dasyproctidae) klassifizierten Pakas (*Cuniculus*) und Agutis (*Dasyprocta*) werden von WOOD & PATTERSON mit den oligozänen Cephalomyiden (*Cephalomys*, *Litodontomys*) in Verbindung gebracht, während LAVOCAT *Branisamys* und *Incamsys* aus dem Alt-Oligozän Boliviens als primitive Dasyproctiden ansieht. Die Dasyproctiden haben sich im Quartär mit *Dasyprocta* bis nach Mexiko ausgebreitet. Die gegenwärtig nur durch die Pakarana (*Dinomys branickii*) in den Anden heimischen Dino-  
myiden waren im Jung-Tertiär Südamerikas artenreich und verschiedentlich mit Großformen verbreitet (z. B. *Potamarchus*, *Eumegamys*, *Tetrastylus*), von denen die Pakarana als einzige Überlebende gegenwärtig auf ein Schrumpfareal beschränkt ist.

Die Chinchilliden, die gegenwärtig mit den Hasenmäusen (*Chinchilla*, *Lagidium*) und den Viscachas (*Lagostomus*) Bewohner von (Hoch-)Gebirgsmatten sind, haben bereits frühzeitig ihren phyletischen Eigenweg genommen, wie der Nachweis von *Scotamys* im Alt-Oligozän (Deseadense) dokumentiert. Die beiden rezenten Hauptstämme waren im Miozän bereits getrennt. Die einst weitere Verbreitung im Jung-Tertiär spricht dafür, daß es damals noch keine Gebirgsformen waren. Mit *Lagostomus* erscheinen die rezenten Gattungen erst im Pleistozän.

Die Hystricomorphen (i. e. S.) sind gegenwärtig in Südeuropa, Afrika (außer Madagaskar) und im südlichen Asien (einschließlich Sumatera, Djawa, Kalimantan [= Borneo], Sulawesi [= Celebes] und Philippinen) heimisch. Unter den rezenten Hystricomorphen lassen sich Hystricoidea, Thryonomyoidea und die Bathyergoidea unterscheiden. Als gemeinsame Stammgruppe können die Phiomysiden des afrikanischen Tertiärs angesehen werden, die in spärlichen Resten erstmals aus dem Eozän nachgewiesen sind, im Oligo-Miozän jedoch formen- und artenreich in Afrika verbreitet waren (*Phiomys*, *Metaphiomys*; *Diamantomys*, *Paraphiomys*, *Bathyergoides*). Vorübergehend erreichten sie im Jung-Oligozän die Balearen, im Miozän auch Chios (Ägäis). Aus alt- bzw. jungtertiären Phiomysiden sind die Rohr-(Thryonomyidae) und die Felsenratten (Petromuridae), die gegenwärtig jeweils nur mit einer Gattung (*Thryonomys* und *Petromus*) in Afrika heimisch sind, hervorgegangen. Die Abgrenzung zu den Phiomysiden erfolgt nicht einheitlich. WOOD bringt die Thryonomyiden mit *Gaudamus* aus dem Alt-Oligozän Nordafrikas in Verbindung und leitet die Petromuriden von der *Diamantomys-Pomonomys*-Gruppe des ostafrikanischen Miozäns ab. Als *Palaeopetromus* ist eine Felsenratte aus dem Pleistozän Südafrikas beschrieben worden.

Die Herkunft der Stachelschweine (Hystricidae) wird auch gegenwärtig noch diskutiert, da einer Ableitung von Phiomysiden gewisse Schwierigkeiten entgegenstehen. Sie werden übrigens neuerdings mit primitiven „hystricomorphen“ Nagern aus dem Alt-Tertiär Asiens (Chaptatimyidae) in Verbindung gebracht. Die Ähnlichkeiten mit den neuweltlichen Baumstachlern (Erethizontiden) sind reine Parallel- bzw. Konvergenzerscheinungen. Die erdgeschichtlich ältesten Formen (*Miohystrix*, *Sivacanthion* = ? *Atherurus*) sind aus dem Mittel-Miozän Eurasiens bekannt, doch ist ihr Ursprung im Alt-Tertiär zu suchen. Gegenwärtig sind die primitivsten Formen (z. B. *Trichys*) in Südostasien heimisch. *Hystrix*, erstmalig im Jung-Miozän Eurasiens dokumentiert, war während der pleistozänen Warmzeiten wiederholt bis nach Mitteleuropa verbreitet.

Mit den Sandgräbern (Bathyergidae) ist eine durch die subterrane Lebensweise hochspezialisierte Gruppe von Nagern genannt, deren verwandtschaftliche Beziehungen lange zur Diskussion standen. Es sind nach anatomischen und embryologischen Merkmalen Angehörige der Hystricomorpha. Heute auf das Afrika südlich der Sahara beschränkt, waren sie noch im Pleistozän auch in Kleinasien (Israel) heimisch. Unter den Sandgräbern sind zwei Hauptstämme (*Heterocephalus*- und *Bathyergus*-

Gruppe) auseinanderzuhalten. Als erdgeschichtlich älteste Gattung dokumentiert *Proheliophobius* aus dem Alt-Micän Ostafrikas den frühen phyletischen Eigenweg dieser Nagetiere. Sie ist deutlich primitiver als die rezenten Sandgräber. *Bathyergoides* ist nach Wood kein Angehöriger der Bathyergiden, sondern ein spezialisierter Phiomyside, nach LAVOCAT ein Vertreter einer eigenen Familie.

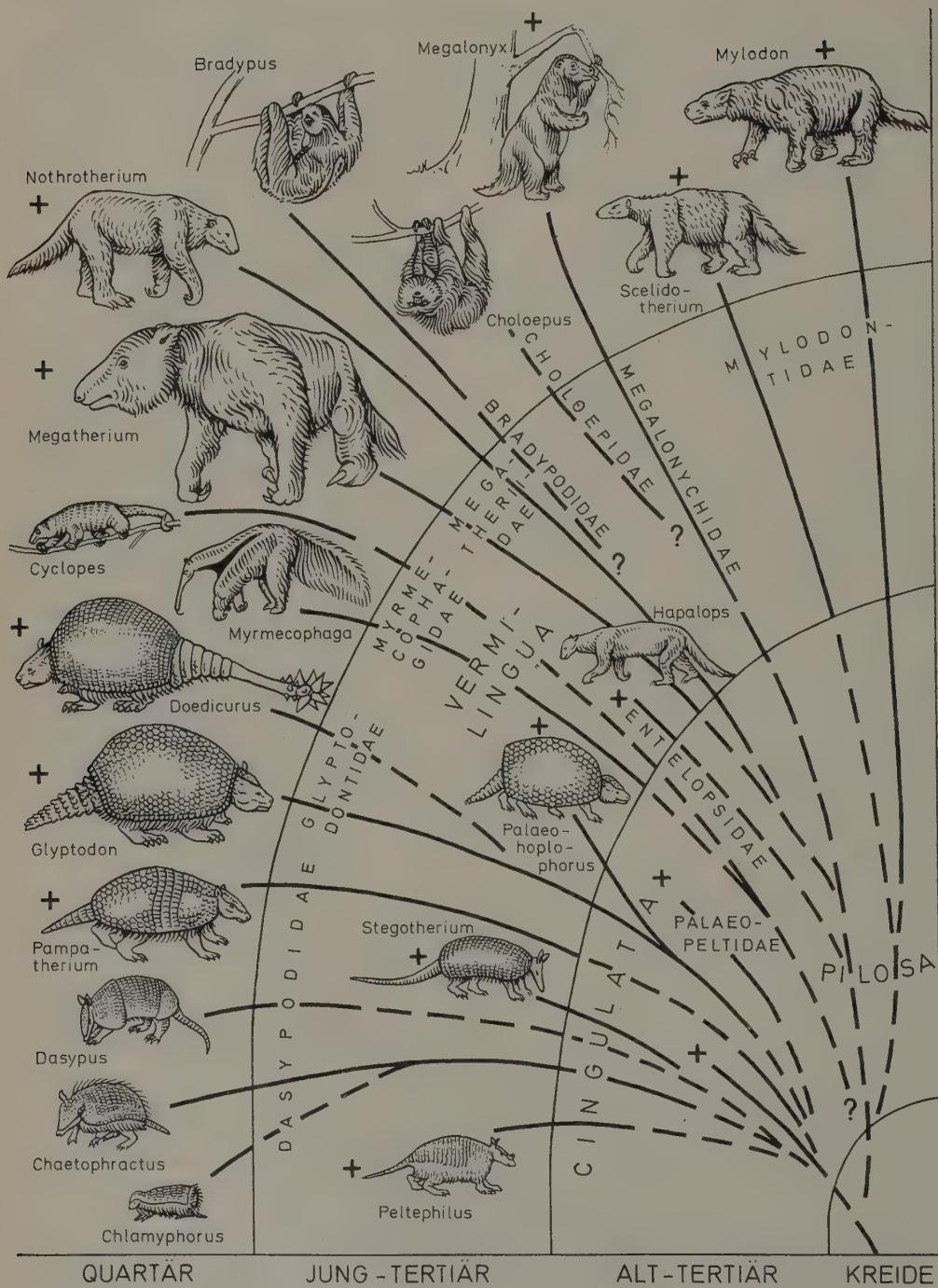
### 2.3.10. Die „Zahnarmen“ (Xenarthra)

Die Verbreitungsgeschichte der „Zahnarmen“ ist gleichfalls mit verschiedenen Problemen verknüpft, von denen jedoch die wichtigsten als geklärt gelten können. Ursprünglich mit den altweltlichen Schuppentieren bzw. auch den Erdferkeln wegen der Gebißreduktion zu einer Ordnung zusammengefaßt, besteht gegenwärtig weder über die Eigenständigkeit noch über ihre stammesgeschichtliche Einheit, die durch zusätzliche Wirbelgelenke, den Placentatyp und den Bau des Primordialcraniums gesichert ist, ein Zweifel. Die phyletische Herkunft ist allerdings noch ungeklärt, da die einst als Stammgruppe angesehenen Palaeanodonten aus dem nordamerikanischen Alt-Tertiär eher mit den Schuppentieren in Verbindung zu bringen sind.

Angehörige der Xenarthren sind bisher nur aus der Neuen Welt bekannt geworden. Angeblieche fossile Gürteltierreste (*Necrodasypus* und „*Loricotherium*“ aus dem Alt-Tertiär Europas, „*Bradytherium*“ aus dem Quartär Madagaskars und *Chungchienia* aus dem Alt-Tertiär Chinas) sind keine Xenarthren\*. Die Xenarthren haben zweifellos sehr frühzeitig ihren phyletischen Eigenweg genommen, wie verschiedene morphologisch-anatomische Eigenheiten vermuten lassen, weshalb sie McKENNA den übrigen Eutheria auch als Schwestergruppe gegenübergestellt. Die Xenarthren werden heute durch drei weitgehend verschiedene Lebensformtypen vertreten, nämlich die Gürteltiere (Dasypodidae), die Faultiere (Bradypodidae) und die Ameisenfresser (Myrmecophagidae). Sie sind Überlebende einer einst viel formenreichen Säugetiergruppe. Während die Faultiere und Ameisenfresser ausschließlich auf die neotropische Region (Mittel- und Südamerika) beschränkt sind, haben die Gürteltiere mit *Dasyurus novemcinctus* gegenwärtig die Grenze zur Nearktis überschritten und sich bis Kansas und Missouri im Norden und Florida im Osten ausgebreitet. Durch zahlreiche Fossilfunde konnte die Stammes- und Verbreitungsgeschichte der Xenarthren wesentlich aufgeheilt werden.

Die taxonomische Großgliederung erfolgt nicht ganz einheitlich, doch sind die gepanzerten Cingulata (= „Loricata“), die panzerlosen Pilosa (Gravigraden und Baumfaultiere) und die Vermilingua (Ameisenfresser) zu unterscheiden (Abb. 76). Innerhalb der **Cingulata** sind die Dasypodidae (einschließlich „Stegotheriidae“ und „Peltephilidae“), Palaeopeltidae und Glyptodontidae zu trennen. Die zentrale Gruppe bilden die Dasypodiden, die mit primitiven Gürteltieren (*Utaetus*) erstmals im Jung-Paleozän nachgewiesen sind. Eine eozäne Radiation führte zu verschiedenen Gruppen, von denen nur die Dasypodinae (mit verschiedenen Untergruppen) bis zur Gegenwart überlebten. Die Peltephilinen (*Peltephilus*) und die Stegothieriiden (*Stegotheriopsis* und *Stegotherium*) des Oligo-Miozäns sind ausgestorbene Seitenlinien, von denen letztere als myrmecophage Formen anzusehen sind. Zur Tertiärzeit auf Südamerika beschränkt, haben sich Dasypodiden erst im Quartär nach Mittel- und Nordamerika ausgebreitet (z. B. *Holmesina* = ? *Chlamytherium*, *Dasyurus*).

Die ausgestorbenen Riesengürteltiere (Glyptodontidae) waren ausgesprochene Pflanzenfresser mit einem starren Panzer und knöchernen Schwanzröhren. Fossilfunde aus dem Mittel-Eozän (Mustersense) bestätigen die frühe Trennung von den Dasypodiden. Innerhalb der Glyptodontiden entwickelten sich im Jung-Tertiär zahlreiche Stämme, die sich auf die alttertiären Propalaeohoplophorinen (z. B.



*Glyptatelus*, *Propalaeohoplophorus*) zurückführen lassen und die im Pleistozän ausgesprochene Riesenformen (z. B. *Glyptodon*, *Doedicurus*, *Brachyostracon*, „*Boreostracon*“ = *Chlamydotherium*) hervorgebracht haben. Als einzige Riesengürteltiere haben sich die Glyptodontinen auch nach Nordamerika ausgebreitet, das sie mit *Glyptotherium* bereits im Blanican erreichten. Mit *Glyptodon* im Irvingtonian und mit *Brachyostracon* im Rancholabrean sind weitere Glyptodontiden aus Nordamerika bekannt. Sie waren nördlich bis Texas und Oklahoma verbreitet. Die Glyptodonten waren als Grasfresser Bewohner der offenen Landschaft. Sie starben mit dem Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän aus.

Die **Pilosa** sind gegenwärtig nur durch Baumfaultiere (Bradypodidae mit *Bradypus* und *Choloepus*) vertreten, die in den tropischen Wäldern Zentral- und Südamerikas vorkommen. Es sind hochspezialisierte Blattfresser, deren stammesgeschichtliche Herkunft mangels Fossilfunden nicht geklärt ist. Tiefgreifende morphologisch-anatomische Differenzen zwischen *Bradypus* und *Choloepus* sprechen für eine frühe Trennung und Abstammung von zwei verschiedenen Gruppen bodenbewohnender Faultiere, wie sie als Gravigrada aus dem Tertiär und Quartär bekannt sind. Demnach wäre *Bradypus* von (Proto-)Megatheriiden, *Choloepus* von (Proto-)Megalonychiden abzuleiten, was zugleich die Abtrennung von *Choloepus* als eigene Familie (Choloepidae) bedeuten würde.

Innerhalb der Gravigraden („Riesenfaultiere“) sind, wenn man von den Entelopsiden mit *Entelops* im Miozän absieht, zwei Hauptstämme (Mylodontoidea und Megatherioidea) zu unterscheiden. Die erdgeschichtlich ältesten Gravigradenreste stammen aus dem Alt-Oligozän (Deseadense: *Orophodon*, *Octodontotherium*). Ihre systematische Stellung ist umstritten. Immerhin ist damit eine damals bereits vollzogene Trennung der beiden Hauptstämme und eine gemeinsame Wurzelgruppe im (? Pal.) Eozän anzunehmen. Innerhalb der Mylodontiden als einzige Vertreter der Mylodontoidea sind die Mylodontinae (*Promylodon*: Jung-Miozän, *Glossotherium*: Plio-Pleistozän, *Mylodon*: Pleistozän) und die Scelidotheriinae (*Scelidotherium*: Pleistozän) zu unterscheiden. Die Mylodontinen breiteten sich im Plio-Pleistozän im Süden bis Patagonien, im Norden bis nach Nordamerika aus. Sie starben mit Großformen am Ende des Pleistozäns aus (z. B. „*Grypotherium*“ [= *Mylodon*] *domesticum* aus der Eberhardt-Höhle in Südpatagonien). Die Megalonychiden und Megatheriiden werden als Megatherioidea zusammengefaßt, doch erfolgt die Zuordnung und Abgrenzung einzelner Untergruppen (z. B. Nothrotheriinae) nicht einheitlich. Nach PATTERSON & PASCUAL lassen sich die Megalonychiden als Wurzelgruppe der Megatherioidea bis ins Alt-Oligozän zurückverfolgen. Im Jung-Tertiär haben die Megalonychiden auch die Antillen (Curaçao, Puerto Rico, Haiti, Kuba) besiedelt und dort im Zuge einer Radiation zahlreiche Formen (z. B. *Paulocnus*, *Acratocnus*, *Neocnus* = *Cubanocnus* = *Microcnus*) hervorgebracht. Sie sind erst in historischer Zeit (z. B. *Paulocnus* von Curaçao) ausgerottet worden. Es waren maximal baribalgroße Formen und vermutlich Baumbewohner. Mit der Großform *Megalonyx* waren sie im Pleistozän in Nordamerika bis Alaska verbreitet. Auch sie verschwinden am Ende des Pleistozäns.

Die Megatheriiden erscheinen mit den Nothrotherinen (*Hapaloïdes*) im Jung-Oligozän (Colhuehuapiense) und sind aus dem Jung-Tertiär artenreich nachgewiesen (z. B. *Hapalops*: Alt- und Mittel-Miozän, *Neohapalops*: Jung-Miozän, *Pronothro-*

Abb. 76. Die Evolution der Xenarthra. Frühe Aufspaltung anzunehmen. Stammesgeschichtliche Herkunft der Myrmecophagiden ebenso in Diskussion wie stammesgeschichtliche Einheit der Baumfaultiere. Riesengürteltiere (Glyptodontidae) und Riesenfaultiere („Gravigrada“: Megatheriidae, Megalonychidae und Mylodontidae) erst im Quartär ausgestorben.

*therium*: Pliozän). Mit der eiszeitlichen Großform *Nothrotherium* (*Nothrotheriops*) erreichten sie spätestens im Kansan auch Nordamerika. Sie starben im ältesten Holozän aus. Die aus oligozänen Nothrotheriinen hervorgegangenen Megatheriinen treten erstmals im Alt-Miozän (Santacrucense: *Megathericulus*) auf. Mit den eiszeitlichen Genera *Eremotherium* und *Megatherium* entwickeln sie richtige Riesenformen, die auch Zentral- und Nordamerika erreicht haben. *Eremotherium* war als tropisches Element von Ekuador im Süden bis nach Georgia im Norden verbreitet. Manche Megatherien starben erst im frühen Holozän (nach <sup>14</sup>C-Datierungen bis 8500 vor der Gegenwart) aus.

Wegen ihrer Merkmalskombination sind die Ameisenfresser (Myrmecophagidae) als eigene Gruppe (**Vermilingua**) von den übrigen Xenarthren abzutrennen. Sie sind gegenwärtig mit drei Gattungen (*Myrmecophaga*, *Tamandua* und *Cyclopes*) auf die neotropische Region beschränkt. Ihre stammesgeschichtliche Entwicklung ist infolge der geringen Fossildokumentation noch weitgehend in Dunkel gehüllt. HIRSCHFELD nimmt eine spätestens im Eozän erfolgte Trennung der zu *Cyclopes* führenden Linie (*Cyclopinae*) an. Myrmecophagiden sind erstmals aus dem Santacrucense durch einzelne Extremitätenknochen (*Protamandua* = „*Promyrmecophagus*“) nachgewiesen. Von *Protamandua* können sowohl *Tamandua* als auch *Myrmecophaga* über *Neotamandua* (aus dem Mittel- und Jung-Miozän) abgeleitet werden. Die Abstammung der Myrmecophagiden ist auch gegenwärtig noch ungeklärt. Eine Herkunft von phytophagen Gravigraden, mit denen sie im posteranialen Skelett manche Gemeinsamkeiten zeigen, ist wegen der Myrmecophagie praktisch auszuschließen. *Tamandua* und *Cyclopes* sind als arboricole Formen gegenüber *Myrmecophaga* zweifellos abgeleitet.

### 2.3.11. Die Schuppentiere (Pholidota)

Die Schuppentiere wurden ursprünglich zusammen mit den Röhrenzähnern (Tubulidentata) und den Xenarthra als Edentata zusammengefaßt. Die Ähnlichkeiten mit den Tubulidentaten und Xenarthren beruhen einerseits auf gemeinsamen Primitivmerkmalen, andererseits auf den in Zusammenhang mit der Ernährungsweise (Myrmecophagie) stehenden Anpassungen. Bedeutende morphologisch-anatomische Differenzen gegenüber den übrigen „Edentaten“ sprechen für die Eigenständigkeit der Pholidota, die erstmals durch WEBER erkannt wurde. Dies wird durch karyologische und parasitologische Befunde bestätigt. Gegenwärtig sind sie durch die Manidae mit der einzigen Gattung *Manis* vertreten. Die Maniden sind rein altweltlich, und zwar disjunkt paläotropisch verbreitet und kommen in Afrika südlich der Sahara, in Süd- und Südostasien vor. Nach der Spezialisationshöhe beurteilt, sind die afrikanischen Arten durchwegs spezialisierter als die asiatischen. Ob allerdings die afrikanischen Schuppentiere aus einer einzigen asiatischen Wurzelgruppe entstanden sind, muß ebenso wie der Zeitpunkt der Ausbreitung offenbleiben. Die waldbewohnenden westafrikanischen Arten (*Manis tricuspidis*, *M. tetradactyla*), die gegenüber den Steppenschuppentieren als primäre Kletterform anzusehen sind, müssen sich längstens im Miozän ausgebreitet haben. Die erdgeschichtlich ältesten Maniden sind aus dem Mittel-Eozän (*Eomanis waldi* aus Messel) sowie aus dem Oligozän (*Leptomanis*, *Necromanis* und *Teutomanis*) Europas und Nordamerikas (*Patriomanis*) nachgewiesen. Bemerkenswert ist — wie STORCH betont —, daß die mitteleozänen Schuppentiere bereits weitgehend den Anpassungsgrad der modernen Arten (Myrmecophagie, Scharrgraben, hornige Integumentbildung usw.) erreicht haben, was das hohe stammesgeschichtliche Alter der Pholidota bestätigt.

Schon aus diesem Grund ist fraglich, ob die von EMRY als Pholidota klassifizierten Palaeanodonta des nordamerikanischen Alt-Tertiärs tatsächlich (primitive) Schuppen tiere sind. Diese seit langem bekannten Säugetiere wurden ursprünglich meist als primitive Xenarthren angesehen. Das Fehlen von Synapomorphien mit den Xenarthren zeigt, daß es sich nicht um primitive Xenarthren handelt, die schon wegen ihres erdgeschichtlichen Alters überdies nicht als Stammformen der neotropischen Xenarthren in Betracht kommen. Die Palaeanodonten sind Säugetiere mit einem mehr minder stark reduzierten Gebiß und mit Grabanpassungen im postcranialen Skelett. Sie wurden einerseits (*Metacheiromyidae* mit *Palaeanodon* und *Metacheiromys*) mit (panzerlosen) Gürteltieren, andererseits mit Goldmullen (*Epoicotheriidae* mit *Epoicotherium* und *Xenocranium*) verglichen. Die Zuordnung der Palaeanodonten zu den Pholidota als zutreffend vorausgesetzt, würde nämlich für eine Entstehung dieser Säugetierordnung in der Neuen Welt sprechen, wo sie mit *Amelotabes* erstmals im Jung-Paleozän (Tiffanian) Nordamerikas auftreten.

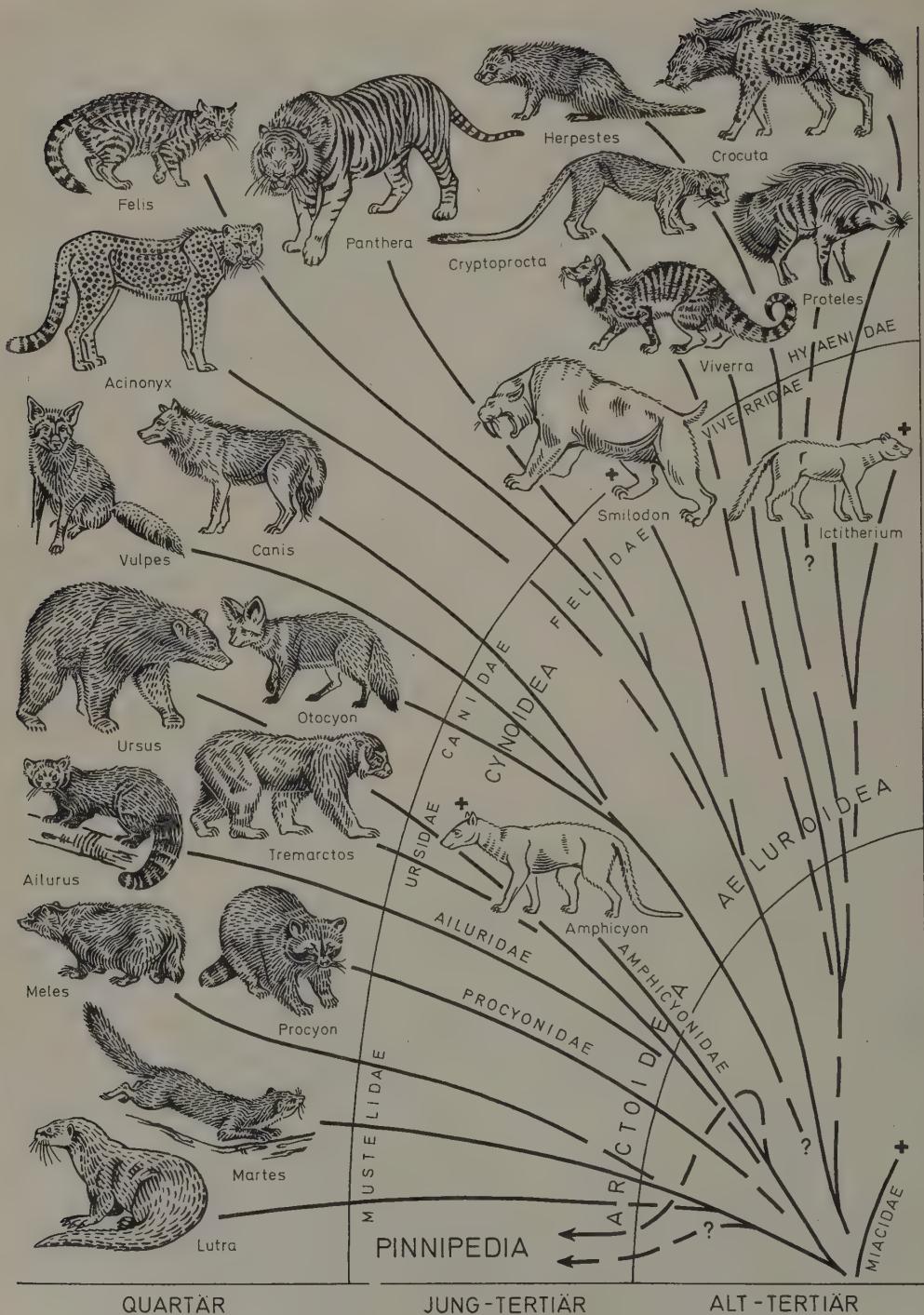
### 2.3.12. Die Raubtiere (Carnivora)

Die Raubtiere sind eine auch gegenwärtig sehr artenreiche Säugetierordnung. Verschiedene Synapomorphien ( $P^4/M_1$  als Brechscheren, Placenta zonaria, Radiale und Intermedium der Handwurzel verschmolzen) bestätigen ihre natürliche Einheit. Die meist als Ur-Raubtiere klassifizierten Hyaenodonta (= „Creodonta“) des Tertiärs sind Angehörige einer eigenen Ordnung, die bestenfalls als Schwestergruppe der Raubtiere anzusehen sind, da sie anscheinend auf die gleiche Wurzelgruppe (Palaeoryctidae) unter den Insektenfressern zurückgeführt werden können. Den Hyaenodonten (*Oxyaenidae* und *Hyaenodontidae*) fehlen die für die Carnivora typischen Synapomorphien.

Die Verbreitungsgeschichte der Raubtiere ist durch die zahlreichen Fossilfunde in den Grundzügen geklärt. Einzelne Probleme sind auch heute noch nicht endgültig gelöst. Die allgemein gebräuchliche taxonomische Großgliederung in Landraubtiere (Fissipedia) und Robben (Pinnipedia) ist durch neuere serologische Untersuchungen insofern überholt, als die Robben spezialisierte Abkömmlinge von arctoiden Landraubtieren sind. Dennoch erscheint es vom rein morphologischen Standpunkt her vertretbar, die Robben den Landraubtieren gegenüberzustellen. Diese selbst lassen sich, wenn man von der gemeinsamen Stammgruppe der Miacoida absieht, nach FLOWER in die Arctoidea (Mustelidae, Procyonidae, Ursidae, Ailuropodidae), Cynoidea (Canidae) und Aeluroidea (Felidae, Viverridae und Hyaenidae) gliedern (Abb. 77), wobei allerdings die Stellung des Großen Panda oder Bambusbären (*Ailuropoda melanoleuca*) nach wie vor diskutiert wird\*. Andere Fragen, wie etwa die Stellung von *Mydaus*, *Suillotaxus* und *Panthera atrox* oder die Herkunft der Seehunde, sind mit tiergeographischen Problemen verknüpft.

Die Carnivoren erscheinen mit den Miaciden (Miacoida) erstmals im Paleozän (*Ictidopappus*, *Protictis*, *Didymictis*) in Nordamerika. Im Eozän waren Miaciden auf der gesamten nördlichen Hemisphäre verbreitet. Innerhalb dieser Carnivoren sind die primitiveren Miacinae (*Miacis*, *Uintacyon*, *Vulpavus*) und die Viverravinae (*Viverravus*, *Plesiomiakis*) zu unterscheiden. Aus den erstenen haben sich die übrigen Carnivoren entwickelt.

Die Arctoidea treten erstmals im Jung-Eozän (*Simamphicyon*, *Cynodictis*) auf, deren systematische Zuordnung nicht einheitlich beurteilt wird. Im Alt-Oligozän



sind neben Amphicyoniden auch Amphicynodontinen und Musteliden nachgewiesen. Die Marderartigen (Mustelidae) sind gegenwärtig fast weltweit verbreitet. Sie fehlen nur der australischen Region, der Antarktis und Madagaskar. Auf Neuseeland sind Musteliden vom Menschen eingeführt worden. Die Gliederung der Musteliden erfolgt nicht einheitlich. Die Hauptstämme (Mustelinae, Lutrinae, Mephitinae und Simocyoninae) sind bereits im Oligo-Miozän vertreten. Die Mustelinae erscheinen mit *Plesictis* und *Palaeogale* im Alt-Oligozän auf der nördlichen Hemisphäre. Sie spalten sich im Jung-Tertiär in verschiedene Linien auf, wie echte Marder (Martini mit *Laphycitis*, *Ischyriictis*, *Sinictis*, *Plesiogulo* und *Martes*), Wiesel (Mustelini mit *Mustela*), Sonnendachse (Helictidini mit *Sabadellictis*), „echte“ Dachse (Melini mit *Melodon*, *Palaeomeles* und *Arctomeles*) und Grisons (Galictidimi mit *Trochictis*, *Pannonicits*) zu denen im jüngsten Tertiär noch die Amerika-Dachse (*Taxideini* mit *Pliotaxidea*) und die Bandiltisse (Ictonychini mit *Baranogale*) kommen. Tiergeographisch bemerkenswert ist das einstige Vorkommen von Sonnendachsen, von Grisons und Verwandten der Schweinsdachse in Europa sowie von Bandiltissen in Mitteleuropa. Letztere waren mit den Tigeriltissen (*Vormela*), die gegenwärtig vom Balkan bis nach Zentralasien verbreitet sind, auch noch im Pleistozän in Mitteleuropa heimisch. Nicht weniger interessant ist die Verbreitungsgeschichte der Stinktiere (Mephitinae), deren gegenwärtiger Verbreitungsschwerpunkt in der Neuen Welt liegt. Die ältesten Formen sind mit *Miomephitis* aus dem Alt-Miozän Europas dokumentiert. Eine Stufenreihe führt über *Proputorius* (Mittel-Miozän) und *Mesomephitis* (Vallesiense) zu *Promephitis* des Jung-Miozäns (Turoliense), der den Stammformen der heutigen nordamerikanischen Stinktiere nahestehet. Diese erscheinen mit *Pliogale* und *Spilogale* erstmals im Pliozän. Im Pleistozän haben die Mephitinen mit *Conepatus* auch Südamerika erreicht. Die rezenten Stinkdachse Südostasiens (*Mydaus*, *Suillotaxus*) sind gleichfalls Angehörige der Mephitinen (*Mydaini*), deren Stammformen *Trocharion* aus dem Miozän Europas nahestehen. Die Fischotter (Lutrinae) sind bereits im Jung-Oligozän und im Miozän Europas mit der im Gliedmaßenskelett hochspezialisierten Gattung *Potamotherium* nachgewiesen. Möglicherweise bildet *Semantor macrurus* aus dem Jung-Miozän von Kasachstan die Endform dieser Linie. *Semantor* wird von ORLOV und SAVAGE als Stammform bzw. Angehöriger der Pinnipedia (Phocoidea) angesehen, was nach dem posterianalen Skelett (Schädel und Gebiß sind nicht bekannt) nach THENIUS nicht anzunehmen ist. Abgesehen von morphologischen Differenzen kommt *Semantor* schon wegen des erdgeschichtlichen Alters als Ahnenform der Phociden nicht in Betracht. Aus dem Jung-Tertiär Eurasiens sind zahlreiche Lutrinengattungen (z. B. *Paralutra*, *Mionictis*, *Lutra*, *Sivaonyx*, *Enhydriodon*) nachgewiesen, von denen letztere — sie ist auch aus dem Jung-Miozän Kaliforniens bekannt — als Stammform des rezenten Meerotter (*Enhydra lutris*) angesehen wird. *Enhydra* selbst ist erstmals aus dem Pleistozän der nordamerikanischen Pazifikküste nachgewiesen. „Echte“ Otter treten mit *Satherium* im Blancan in Nordamerika auf. Die ursprünglich als Caniden klassifizierten Simocyoninae erscheinen mit *Brioliania* im Alt-Miozän, mit *Alopecocyon* im Mittel- und mit *Simocyon* im Jung-Miozän Europas. Sie haben mit *Simocyon* (= „*Araeocyon*“) auch Nordamerika erreicht. Ihre Zugehörigkeit zu den Procyoniden wird verschiedentlich diskutiert. Die als *Eomellivora* aus dem Jung-Miozän der Nordhemisphäre beschriebene Gattung ist kein Angehöriger der Honigdachse (Mellivorinae), sondern einer eigenen, ausgestorbenen

Abb. 77. Die Evolution der Landraubtiere (Fissipedia). Miacidae als Stammgruppe der drei Stämme (Arctoidea, Cynoidea und Aeluroidea). Robben (Pinnipedia) als Abkömmlinge der Arctoidea, Hyaenidae als solche der Viverridae (vgl. auch Text samt Nachtrag):

Mardergruppe (Peruniinae), der auch *Perunium* aus dem Jung-Miozän Eurasiens angehört. Es waren richtige Großmarder, die als Bewohner der offenen Landschaft (Savannen) anzusehen sind.

Als Kleinbären sind hier nur die neuweltlichen Procyonidae verstanden. Die meist mit ihnen vereinten altweltlichen Pandas gehören einer eigenen Familie (Ailuridae) an\*. Über die Abgrenzung der Ailuriden besteht keine Einhelligkeit, indem der Große Panda verschiedentlich als Angehöriger der Bären bzw. einer eigenen Familie (Ailuropodidae) klassifiziert wird. Gegenwärtig sind die Pandas mit dem Katzenbären (*Ailurus fulgens*) und dem Bambusbären (*Ailuropoda melanoleuca*) auf ein Schrumpfareal (Gebirgswälder des Himalaya bis Szetschuan) beschränkt. Die Ailuriden erscheinen mit *Sivanasua* (= „Schlossericyon“) im Alt-Miozän Europas und waren im Pliozän mit „*Sivanasua*“ und *Parailurus* nicht nur in Eurasien heimisch, sondern, wie TEDFORD & GUSTAFSON kürzlich gezeigt haben, mit *Parailurus* auch im westlichen Nordamerika. Auch Bambusbären (*Ailuropoda*), die erstmalig im Pleistozän nachgewiesen sind, waren noch im älteren Quartär als Angehörige der *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna in Südostasien weit verbreitet. *Ailuropoda melanoleuca* dürfte eine Großform der Ailuriden mit bärenähnlichem Aussehen sein\*.

Die Kleinbären (Procyonidae) sind auf die Neue Welt beschränkt. Sie sind eine etwas heterogene Familie, in der verschiedene Stämme (Bassariscinae, Bassaricyoninae, Procyoninae, Potosinae und Nasinae) zu unterscheiden sind. Über Abgrenzung und Zuordnung einzelner Fossilformen bestehen Meinungsverschiedenheiten. *Phlaocyon* und *Parictis* werden gegenwärtig nicht als Procyoniden, sondern als Caniden klassifiziert. Auch die Zuordnung der Amphicynodontiden (z.B. *Amphicynodon*, *Cephalogale*) erfolgt nicht einheitlich (Procyoniden, Ursiden, Caniden oder eigene Familie?). Es sind zweifellos arctoide Raubtiere. Mit *Plesictis* (= *Mustelavus*) aus dem Alt-Oligozän erscheinen die Procyoniden in Europa und Nordamerika, was einen asiatischen Ursprung der Kleinbären nahelegt. Die Procyoniden sind, entgegen der ursprünglichen Ansicht, nicht von den Caniden abzuleiten, sondern arctoide Raubtiere, die mit den Bären auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückzuführen sind. Zu den altertümlichsten rezenten Arten gehört das Katzenfrett (*Bassariscus astutus*), das gegenwärtig von Oregon, Colorado und Texas bis Süd-Mexiko verbreitet ist. Dies wird durch Fossilfunde aus dem Mittel-Miozän, die von der rezenten Gattung nicht zu unterscheiden sind, bestätigt. Mit *Cyonasua* (= „*Amphinasua*“ = „*Pachynasua*“) haben die Procyoniden im jüngsten Miozän (Huayqueriense) als „island hoppers“ auch Südamerika erreicht. *Procyon*, *Bassariscus*, *Nasua* und vielleicht auch *Potos* sind pleistozäne Einwanderer in Südamerika.

Die Bären (Ursidae) sind gegenwärtig in der Holarktis, der Orientalis und im Bereich der nördlichen Andenregion in Südamerika beheimatet. Es lassen sich zwei Gruppen, die neuweltlichen Tremarctinae (= „Arctotheriinae“) und die Ursinae, auseinanderhalten (Abb. 78). Der einzige rezente Angehörige der Tremarctinen ist der Anden- oder Brillenbär (*Tremarctos ornatus*). Die Tremarctinae erscheinen mit *Phionarctos* erstmals im Pliozän (Hemphillian) Nordamerikas. Im Pleistozän waren sie mit Großformen (*Arctodus* = „*Arctotherium*“ = „*Tremarctotherium*“) über weite Teile Nord- und Südamerikas verbreitet und sind mit *Tremarctos floridanus* noch im Jung-Pleistozän aus den südlichen USA (z. B. Florida) bekannt geworden. Das heutige Verbreitungsgebiet des Brillenbären ist eine Art Reliktareal, da die übrigen Tremarctinen am Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän ausgestorben sind. Etwas abwechslungsreicher ist die Geschichte der Ursinae, die mit *Ursus* erstmals im Pliozän der Alten Welt auftreten (Abb. 79). Sie werden allgemein von *Ursavus* aus dem Miozän abgeleitet. Sie waren mit den Schwarzbären (Subgenus *Euarctos*) im Plio-Pleistozän über weite Teile Eurasiens verbreitet und erreichten nach BJORK mit

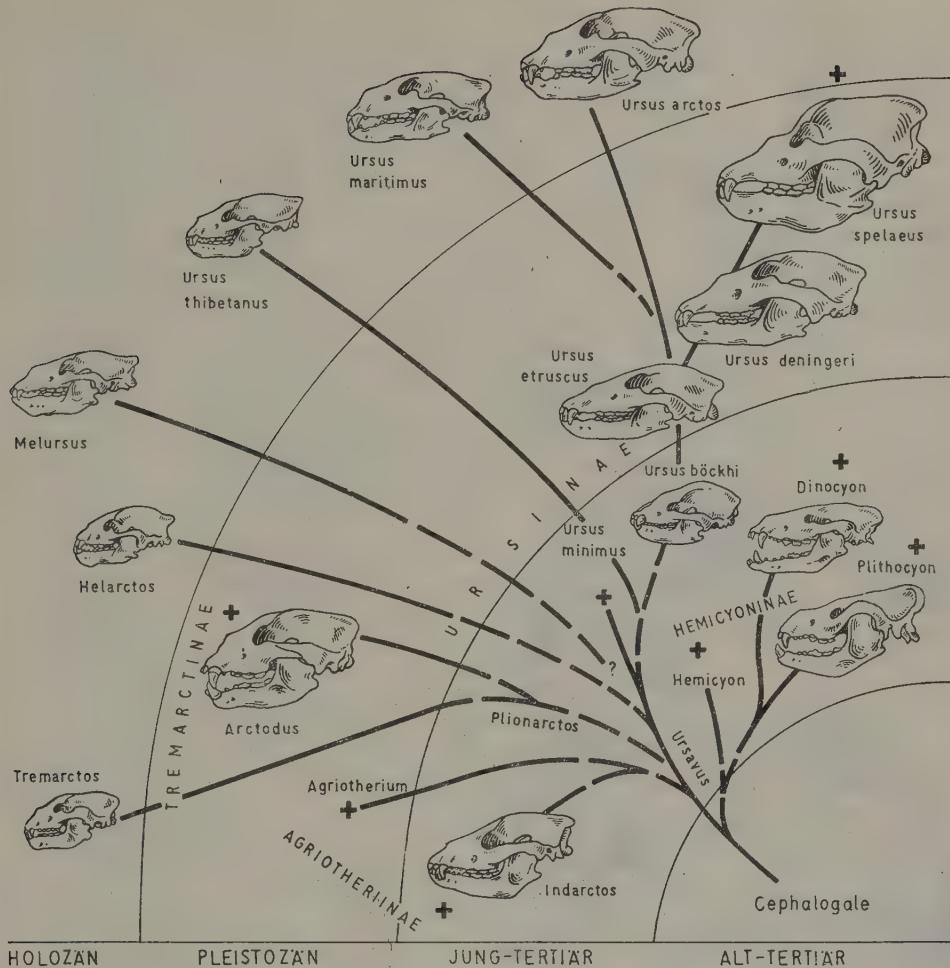


Abb. 78. Die Evolution der Bären (Ursidae). Der Brillenbär (*Tremarctos ornatus*) als einziger rezenter Angehöriger der Tremarctinae. *Helarctos* als primitivste, *Ursus* als evolutierteste Gattung unter den Ursinae. Der Eisbär (*Ursus maritimus*) als pleistozäner Abkömmling der Braunbärengruppe.

*Ursus (Euarctos) abstrusus* im Blancan auch Nordamerika. Die im Pleistozän in ganz Eurasien heimischen Braunbären (*Ursus [Ursus] arctos*) gelangten nach KURTÉN erst im jüngeren Pleistozän nach Nordamerika, wo sie die dort einheimischen Tremarctinen verdrängten. Im Jung-Pleistozän verbreitete sich die Braunbärentypengruppe auch nach Nordafrika. Der Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) ist eine Charakterform des europäischen Jung-Pleistozän, die mit *Ursus arctos* auf *Ursus etruscus* des ältesten Quartärs zurückzuführen ist. Der Eisbär (*Ursus maritimus*) ist ein erdgeschichtlich junger Abkömmling der Braunbären.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Bären ist durch Fossilfunde zwar im Prinzip geklärt, doch bestehen Meinungsverschiedenheiten über die Abgrenzung und



Abb. 79. Die Verbreitung der Bären (Ursidae) im Holozän und ihre Entstehung. Eishörnchen (*Ursus maritimus*) zirkumpolar verbreitet, Malaienbären (*Helarctos*) und Lippenbären (*Melursus*) auf die orientalische Region, Brillenbären (*Tremarctos*) auf Südamerika beschränkt. Schwarzbärengruppe (*Ursus*) mit Braunbären und Baribal sowie die Braunbärengruppe (Subgenus *Ursus*) mit Braunbär, Kaukasusbär, (Subgenus *Euarcos*) mit Kragenbär, Japanbär und Baribal sowie die Kurzschmauzbären (Tremarctinae). Tibet-, Kamtschatscha- und Kodiakbär bzw. Grizzly holarktisch verbreitet. Eurasien als Urheimat der echten Bären (*Ursinae*), Nordamerika die der Kurzschmauzbären (Tremarctinae).

Zuordnung fossiler Formen. Wie diese Fossilfunde dokumentieren, stammen die Bären nicht von hundeartigen Raubtieren ab, sondern von arctoiden Carnivoren (*Cephalogale*) des Jung-Oligozän, die als Angehörige der Amphicynodontinen klassifiziert werden, die zugleich auch die Stammformen der Otarioidea unter den Robben bilden. Die Bären haben mit den Agriotherinen (*Agriotherium* = „*Hyaenarctos*“) im Pliozän auch Afrika besiedelt, wie die von HENDEY beschriebene Art *Agriotherium africanum* aus Südafrika dokumentiert. Im Miozän waren die Ursiden vor allem durch die Hemicyoninae (*Hemicyon*, *Ursavus*, *Plithocyon*) in Eurasien und Nordamerika verbreitet. Der heutige Malayanbär (*Helarctos malayanus*) Südostasiens ist die primitivste lebende Bärenart, die sich in manchen Merkmalen (z. B. Gebiß) nur wenig gegenüber den miozänen Vorfahren verändert hat. *Helarctos* war noch im Pleistozän auch auf dem südostasiatischen Festland verbreitet. Die Herkunft des Lippenbären (*Melursus ursinus*) aus Südasien ist noch nicht geklärt.

Eine nur fossil bekannte arctoide Raubtiergruppe sind die Amphicyoniden. Während Schädel (*Basicranium*) und das postcraniale Skelett typisch arctoid bzw. ursid gebaut sind, ist das Backenzahngebiß canoid differenziert, weshalb die Amphicyoniden meist auch als Caniden klassifiziert werden. Eine Zuordnung zu den Ursiden erscheint infolge der Merkmalskombination gleichfalls nicht angebracht. Innerhalb der Amphicyoniden sind die Amphicyoninae (*Cynelos*, *Amphicyon*, *Pseudarctos*) und die Daphoeninae (*Daphoenus*, *Haplocyon*, *Haplocyonides*) zu unterscheiden, von denen letztere eine ausgesprochen lycaonide Gebißdifferenzierung zeigen. Die Amphicyoniden waren im Tertiär in Eurasien, Nordamerika (*Amphicyon*, *Cynelos*) und Afrika (*Hecubides*) verbreitet. Sie erscheinen im Jung-Eozän (*Simamphicyon*) und verschwinden im Jung-Miozän wieder.

Die Cynoidea sind nur durch die Hundeartigen (Canidae) vertreten. Die rezenten Caniden sind eine einheitliche, an die laufende Fortbewegungsweise angepaßte Raubtiergruppe (Abb. 80). Lediglich der afrikanische Löffelhund (*Otocyon megalotis*) und der südamerikanische Waldhund (*Speothos venaticus*) fallen etwas aus dem Rahmen. *Otocyon* mit sekundär vermehrter Zahnzahl, die seinerzeit zur Zuordnung zu den Amphicyoniden bzw. zur Abtrennung als Otocyoninae geführt hat, *Speothos* als kurzbeiniger „Waldschlüpfer“. *Otocyon* und *Speothos* sind jedoch Angehörige der Caninae, die erst in jüngster Zeit eine Radiation erfahren haben, die zu den heutigen Füchsen, „Wald“- und „Campos“-Füchsen, Schakalen und Wölfen geführt hat. Die Caniden sind gegenwärtig praktisch kosmopolitisch verbreitet. Sie fehlen der Antarktis, Madagaskar, Kalimantan [= Borneo), Tasmanien und Neuseeland. Die in Neuguinea und Australien vorkommenden Dingos (*Canis „hallstromi“* und *C. „dingo“*) sind verwilderte Nachkommen vom Menschen eingeführter Haushunde. Die ältesten sicheren Caniden sind mit *Hesperocyon* (= „*Pseudocynodictis*“) aus dem Alt-Oligozän (Chadronian) von Nordamerika nachgewiesen. Von *Hesperocyon* lassen sich nicht nur die modernen Caninae ableiten, als deren miozäne Stammformen nach TEDFORD *Leptocyon* anzusehen ist, sondern über *Cynodesmus* und *Tomarctus* auch die Borophagini des Plio-Pleistozän Nordamerikas. Diese haben mit *Osteoborus* und *Borophagus* (= „*Hyaenognathus*“) richtige Riesenformen mit hyaenoider Gebißdifferenzierung hervorgebracht. Im Pliozän kam es zur Entfaltung der „modernen“ Caninae, die in Nordamerika mit *Canis* im jüngsten Hemphillian, in Europa angeblich bereits im jüngsten Miozän (Turoliense) auftreten. Als primitive Caninae erscheinen *Nyctereutes* im Pliozän Eurasiens, *Urocyon* im älteren Blancan Nordamerikas. *Nyctereutes* war im Pliozän bis nach Westeuropa verbreitet. *Canis*, *Vulpes* und *Otocyon* treten im Villafranchium Eurasiens bzw. Afrikas, *Cuon* und *Lycaon* bzw. *Xenocyon* im älteren Quartär auf. Rotwölfe (*Cuon*) waren im Pleistozän vorübergehend auch in Europa heimisch und erreichten nach CHURCHER im Jung-Pleistozän sogar Nord-

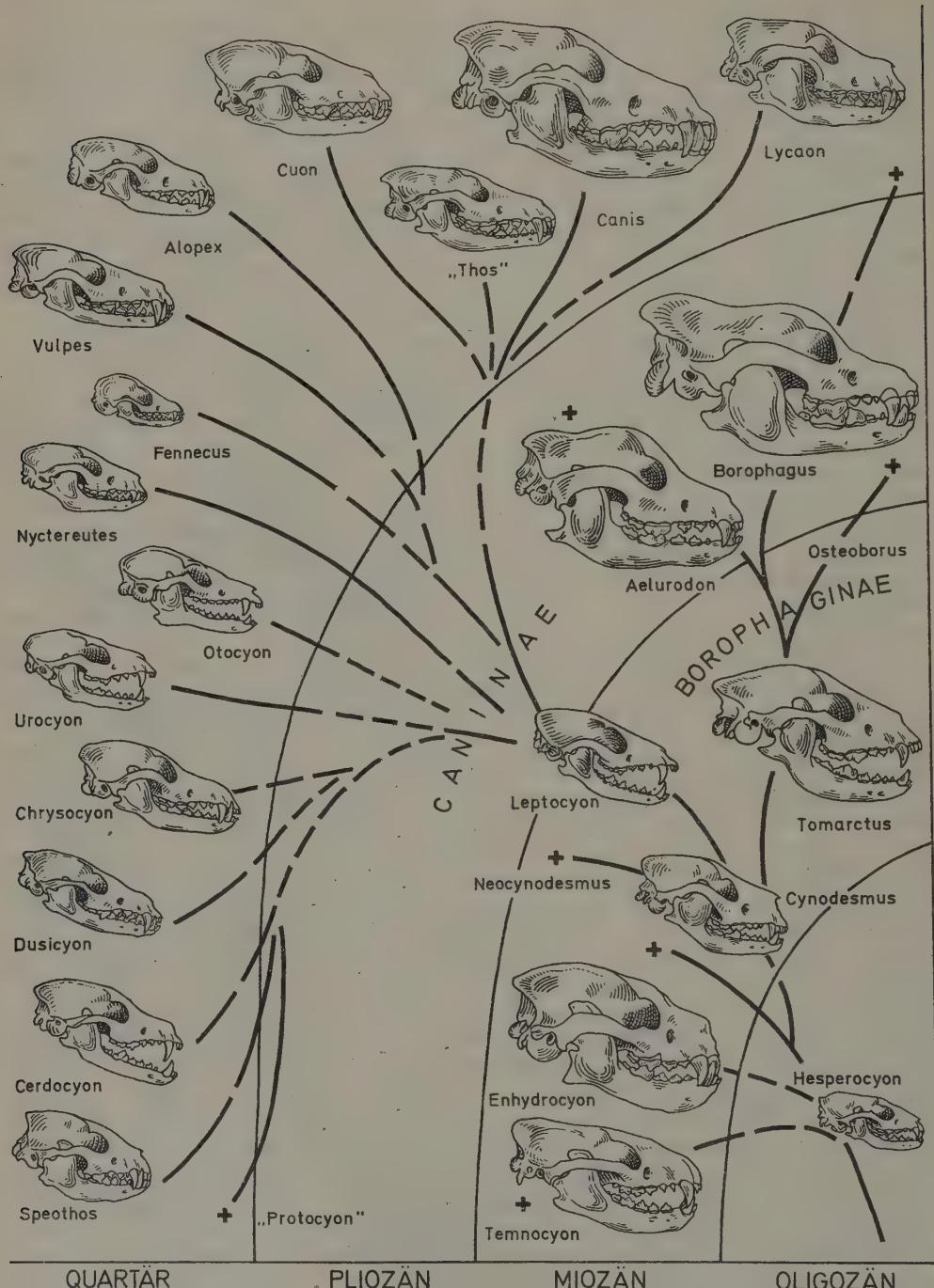


Abb. 80. Die Evolution der Hundeartigen (Canidae). Die rezenten Wildhunde (Caninae einschließlich *Otocyon*) sind das Ergebnis einer erdgeschichtlich sehr jungen Radiation, die von Nordamerika ihren Ausgang genommen und zur fast weltweiten Verbreitung geführt hat.

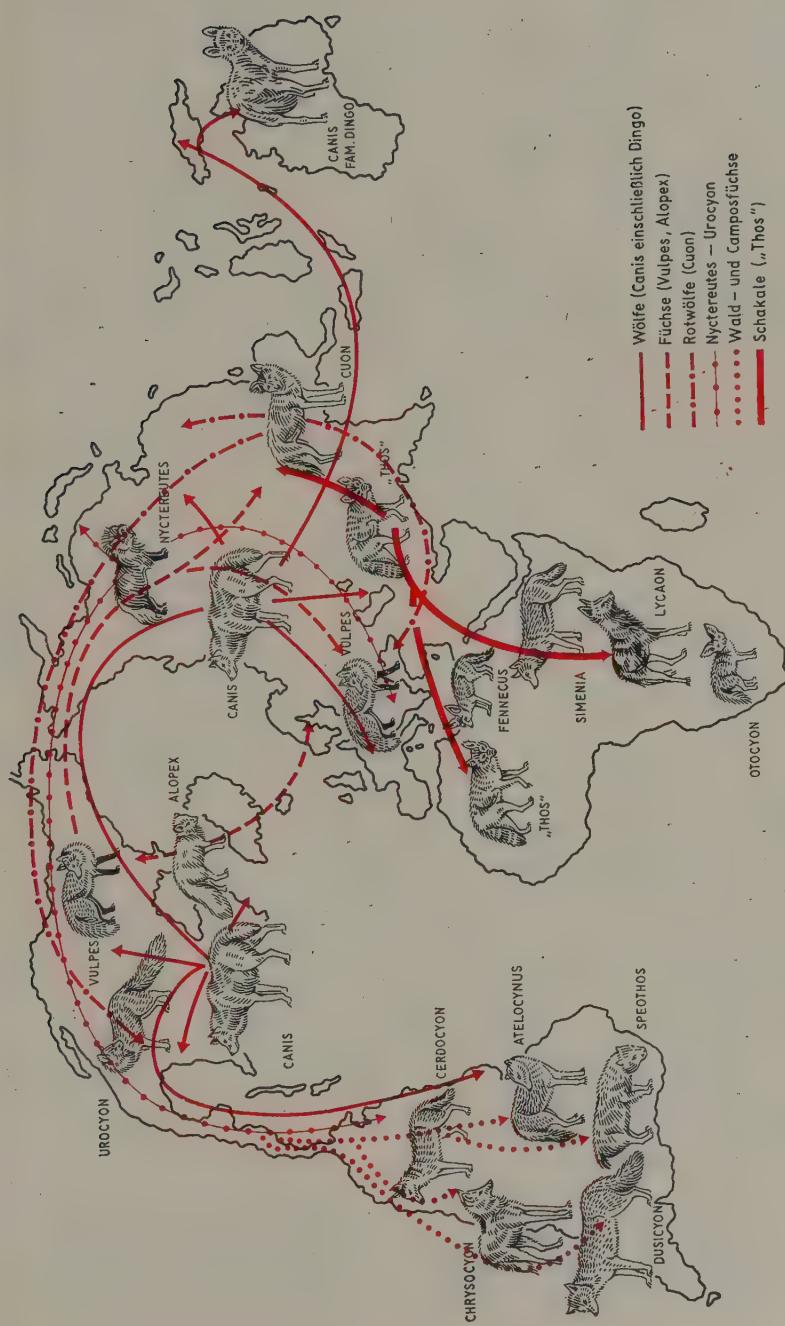


Abb. 81. Das Verbreitungsbild der Wildhunde im Quartär und seine Entstehung durch wiederholte Ausbreitung über die Beringbrücke und sekundäre Radiationsen in Südamerika. Der Dingo Australiens ist ein vom prähistorischen Menschen eingeführter und wieder verwilderter Haushundsnachkomme. Im Pleistozän waren Rotwölfe (*Cloon*) auch in Nordamerika, Wölfe (*Canis* [*Aenocyon*]) in Südamerika und Koyoten in der Alten Welt heimisch.

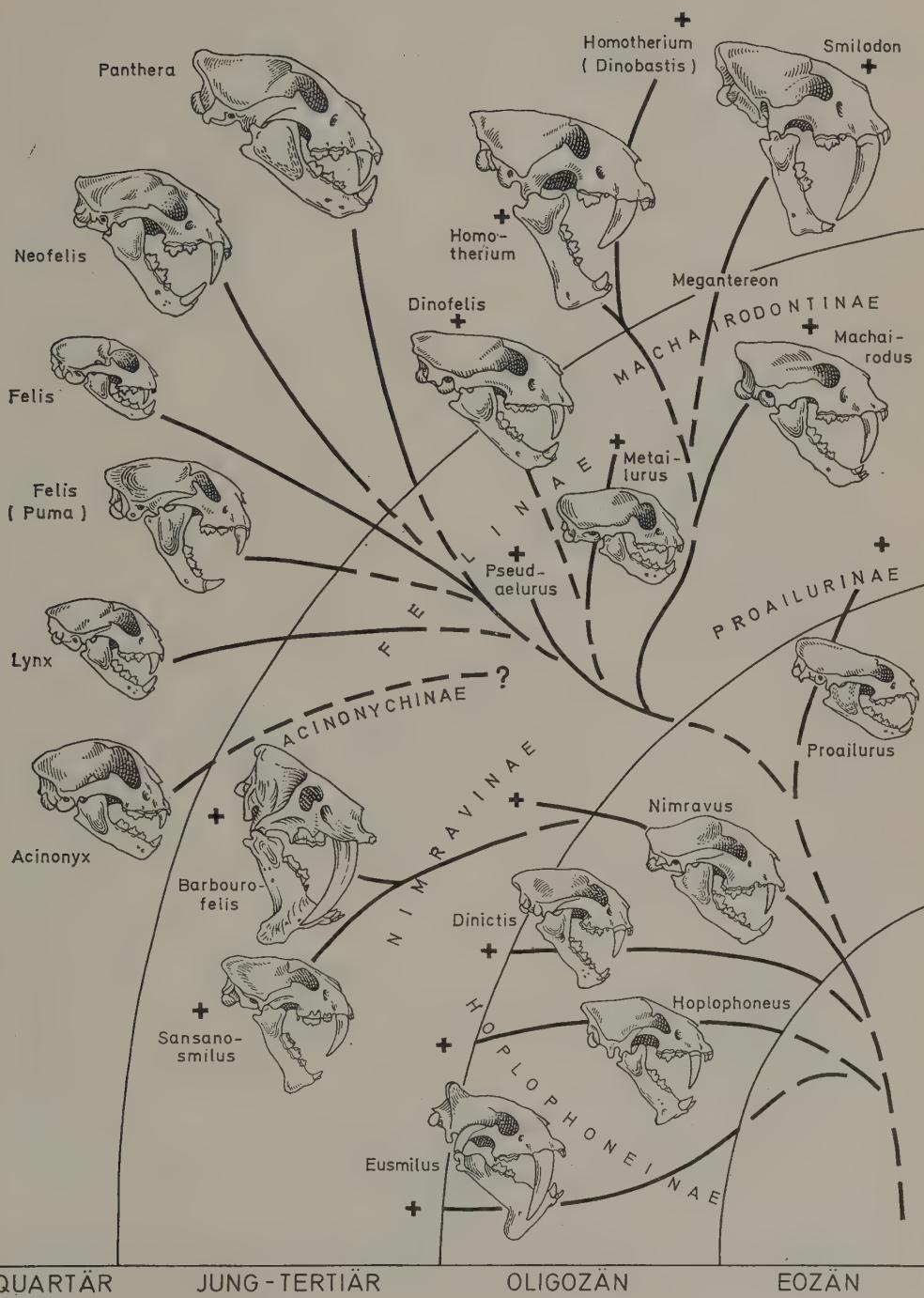
amerika. Nach KURTÉN ist *Canis arnensis* aus dem Jung-Villafranchium Europas kein Schakal, sondern ein Koyote. Rotfuchs (*Vulpes [Vulpes]*) und Korsaks (*V. [Cynalopex]*) treten bereits im ältesten Pleistozän der Alten Welt auf. Der Eisfuchs (*Alopex lagopus*) gehört einer eigenen Linie an, die erst im Lauf des Pleistozäns erscheint. Im Pleistozän gelangten die Caniden auch nach Südamerika (Abb. 81). Abgesehen von der Einwanderung von *Aenocyon* sind nach LANGGUTH zwei verschiedene Invasionen zu unterscheiden, die in Südamerika selbst zur Entstehung der heutigen Formenfülle geführt haben, von der der Waldhund (*Speothos venaticus*) und der Mähnenwolf (*Chrysocyon brachyurus*) die Extremtypen darstellen. Ersterer ist bis Panama verbreitet. Die Waldfüchse (*Cerdocyon*-Gruppe) sind die ursprünglichere und wohl auch ältere Gruppe, die Camposfüchse (*Dusicyon*-Gruppe) sind etwas abgeleiteter. Als jüngster Einwanderer in Südamerika ist *Urocyon* anzusehen.

Unter den *Aeluroidea* bilden die katzenartigen Raubtiere (Felidae) gegenwärtig eine einheitliche Gruppe, die sich im Anpassungstyp von den Caniden grundsätzlich unterscheidet. Eine Ausnahme macht lediglich der Gepard (*Acinonyx jubatus*), der auch als Angehöriger einer eigenen Unterfamilie (*Acinonychimae*) den übrigen rezenten Feliden, den Felinae, gegenübergestellt wird (Abb. 82). Als erdgeschichtlich älteste Feliden gelten *Eofelis* und *Aelurogale* aus dem Jung-Eozän Eurasiens. Die bereits im älteren Oligozän mit mehreren Gruppen (*Palaeoprionodon-Stenoplesictis*; *Proailurus-Stenogale*; *Dinictis*) nachgewiesenen Feliden lassen eine bereits im jüngeren Eozän erfolgte Radiation annehmen. Im Oligozän lassen sich die Proailurinae, Stenoplesictinae und die Nimravinae (mit Nimravini und Hoplophoneini) unterscheiden, zu denen im Jung-Tertiär die Machairodontinae und Felinae kommen. Säbelzahnkatzen sind innerhalb der Nimravinae (*Hoplophoneus* und *Eusmilus* im Oligozän; *Sansanosmilus* und *Barbourofelis* im Miozän) und der Machairodontinae (*Machairodus* im Miozän, *Megantereon* und *Smilodon* sowie *Homotherium* und *Dinobastis* im Plio-Pleistozän) unabhängig voneinander entstanden. Sie waren auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet und haben mit *Machairodus* und *Megantereon* auch Afrika, mit *Smilodon* sogar den südamerikanischen Kontinent erreicht. Während *Dinobastis* und *Smilodon* in Nord- bzw. Südamerika erst am Ende der Eiszeit ausstarben, verschwinden die Säbelzahnkatzen mit *Homotherium* (= „*Epimachairodus*“) meist schon im mittleren Quartär. Nur in England scheinen sie als Restpopulation bis ins Jung-Pleistozän überlebt zu haben.

Innerhalb der Felinae sind gegenwärtig die Kleinkatzen (Felini) und die Pantherkatzen (Pantherini) zu unterscheiden, die sich auf die *Pseudaelurus*-Gruppe (*Pseudaelurini*) des Jung-Tertiärs zurückführen lassen. *Felis* erscheint erstmalig im Jung-Miozän, die Pantherkatzen als abgeleitete Gruppe mit *Panthera* im Villafranchium, *Panthera gombaszoegensis* (= „*Jansofelis vaufreyi*“) aus dem ältesten und älteren Pleistozän ist eine primitive Pantherkatze, die der Stammform von *P. leo*, *P. pardus* und *P. onca* nahesteht, die im Alt-Quartär erscheinen. Löwen waren im Jung-Pleistozän mit *P. leo spelaea* nicht nur in Eurasien, sondern mit *P. leo atrox* auch in Nordamerika verbreitet (Abb. 83). Gegenwärtig ist der Löwe als Savannenbewohner mit Ausnahme einer Restpopulation im Gir-Reservat in Indien auf Teile Afrikas südlich der Sahara beschränkt. Noch im 19. Jahrhundert waren Löwen in weiten Teilen

---

Abb. 82. Die Evolution der katzenartigen Raubtiere (Felidae). Beachte mehrfach unabhängig voneinander erfolgte Entstehung von Säbelzahnkatzen bei den Hoplophoneinae (z. B. *Eusmilus*), Nimravinae (z. B. *Barbourofelis*) und Machairodontinae (z. B. *Smilodon*). Stammesgeschichtliche Herkunft vom Gepard (*Acinonyx*) fraglich. Gliederung der Felinae in die Kleinkatzen (Felini) und die Pantherkatzen (Pantherini).



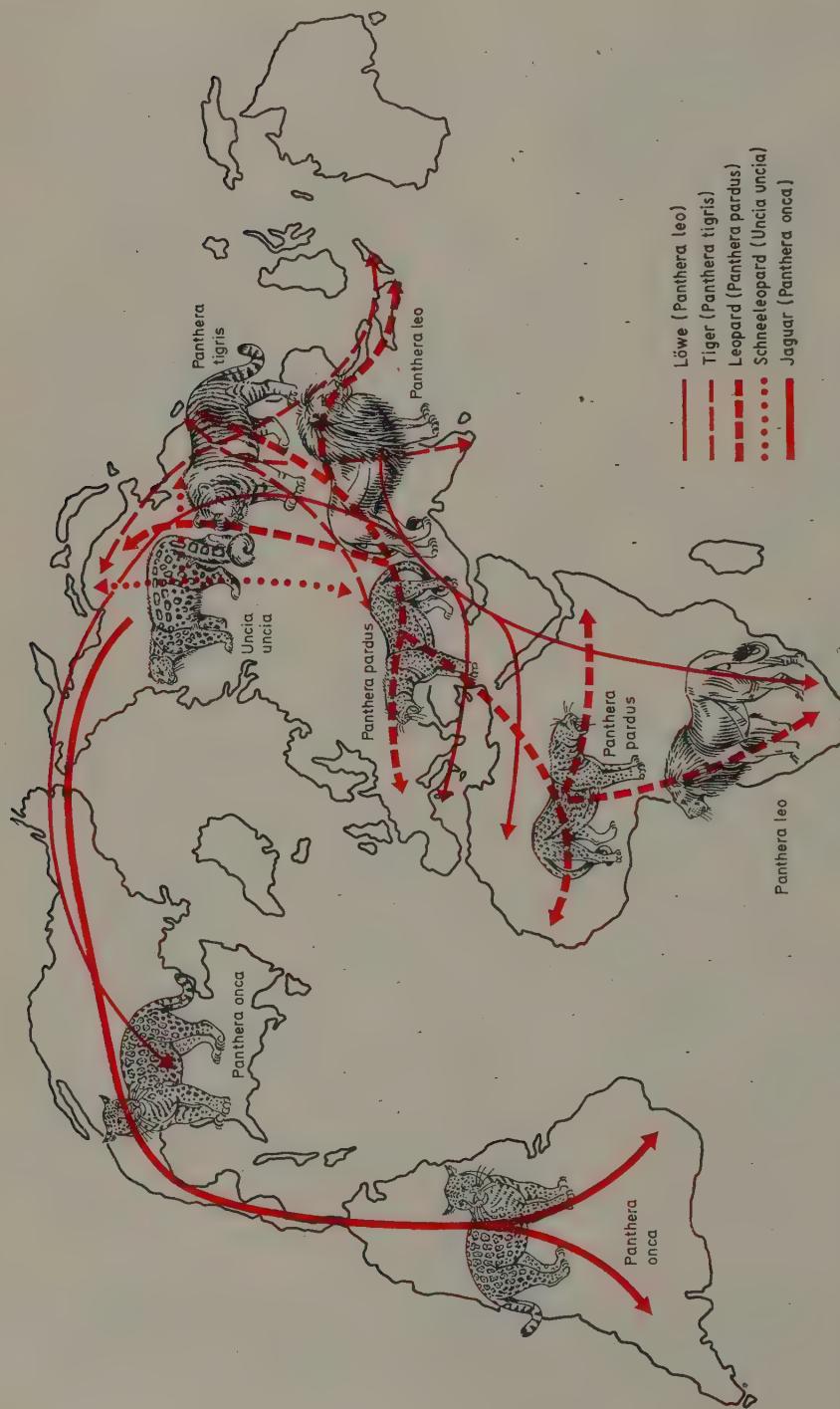


Abb. 83. Das Verbreitungsbild der Pantherkatzen (Pantherini) im Quartär. Asien als Urheimat. Ausbreitung der Jaguar-Vorfahren im Eozän, der Löwengruppe (*Panthera leo spelaea tigris*) im Jung-Pleistozän nach Nordamerika. Aus gemeinsamen Stammformen im Ältest-Quartär Eurasiens entwickeln sich im Alt-Quartär Leopard (*P. pardus*) und Löwe (*P. leo*), die auch Afrika erreichten. Demgegenüber blieben Schneeleopard (*Uncia*) und Tiger (*Panthera tigris*) auf Asien beschränkt, waren jedoch weiter verbreitet als gegenwärtig.

Arabiens, des mittleren Orients, Pakistans und Indiens heimisch. Die Ausbreitungs geschichte von *Panthera leo* hat erst kürzlich HEMMER ausführlich dargelegt. Der Tiger (*P. tigris*) und Schneeleopard (*Uncia uncia*) sind auf Asien beschränkt geblieben. Angebliche Tigervorkommen in Europa und Afrika beruhen auf Löwen, jene von jungpleistozänen Schneeleoparden in Europa („*Leopardus irbisoides*“) hingegen auf großwüchsigen Luchsen. Das Entstehungszentrum der Pantherkatzen ist das asiatische Festland, von wo aus Leopard und Löwe nach Europa und Afrika, Löwe und der Jaguarstamm über die Beringbrücke nach Nordamerika, letzterer auch nach Südamerika gelangten.

Zu den Kleinkatzen gehören nicht nur die Wildkatzen (*Felis* i. e. S.) und die neuweltlichen Kleinkatzen (*Leopardus*, *Oncifelis*, *Lynchailurus*, *Oreailurus* und *Herpailurus*), sondern auch die Luchse (*Lynx*), der Puma (*Felis* [*Puma*] *concolor*) und der Nebelparder (*Neofelis nebulosa*). Die Luchse erscheinen mit der Gattung *Lynx* bereits im Pliozän, wobei der paläarktische oder nearktische Ursprung diskutiert wird, die Wildkatzen mit *Felis lunensis* im Villafranchium Europas als Stammform von *Felis silvestris*. Pumas sind erstmalig aus dem Blancan Nordamerikas der südlichen USA nachgewiesen (*Felis* [*Puma*] *inexpectata*) und haben seither ihr Verbreitungsareal nach Norden erweitert. Die heute auf die Iberische Halbinsel beschränkten Pardelluchse (*Lynx pardina*) waren im Jung-Pleistozän auch in Südfrankreich und Italien heimisch. Nach KURTÉN erscheint die *Lynx rufus*-Gruppe im Pleistozän Nordamerikas früher als *L. lynx*. Nebelparder (*Neofelis nebulosa primigenia*) waren im Pleistozän auch in Djawa heimisch. Unter den altweltlichen Kleinkatzen werden Entstehung und verwandtschaftliche Beziehungen der psammophilen Formen diskutiert, die heute disjunkt in Halbwüstengebieten (*Felis margarita* in der Sahara, *F. thinobia* in Transkaspien und *F. nigripes* in Südafrika) vorkommen. Nach HALTENORTH sind sie unabhängig voneinander entstanden, nach HEPTNER und HEMMER hingegen handelt es sich um einen Formenkreis, und zwar um Unterarten einer Art (*F. margarita*), deren disjunktes Verbreitungsgebiet durch den Nachweis von *F. margarita harrisoni* aus Oman und *F. m. scheffeli* aus Pakistan etwas geschlossen werden konnte. Rohrkatzen (*Felis* [*Catolynx*] *chaus*), die heute von Ägypten über Vorderasien bis Südasien verbreitet sind, waren in der letzten pleistozänen Zwischeneiszeit auch in Mitteleuropa heimisch.

Die Herkunft der Geparde (*Acinonychiae*) ist auch gegenwärtig noch ungeklärt, da Beziehungen zu *Sivaelurus chinjiensis* aus dem jüngeren Mittel-Miozän Südasiens fraglich sind. Geparde erscheinen mit „*Sivafelis*“ (= *Acinonyx*) in Eurasien (*A. pardensis* = „*Cynaelurus etruscus*“, *A. brachygynathus*), sind aber auch frühzeitig aus Afrika (*A. crassidens* aus Südafrika, *A. sp.* aus der Shungura-Formation Ostafrikas) bekannt, so daß über das Entstehungsgebiet keine sicheren Angaben möglich sind. Geparde waren noch im Alt-Quartär in Europa heimisch (*A. intermedius*). Sie stehen der rezenten Art (*Acinonyx jubatus*) etwas näher, die im Quartär (Bed II der Olduvai-Schlucht) Afrikas nachgewiesen ist. *Acinonyx jubatus* ist gegenwärtig aus weiten Teilen Afrikas und in einer Restpopulation im östlichen Iran bekannt. Die Geparde haben Nordamerika nie erreicht. *Felis trumani* aus dem Jung-Pleistozän ist kein echter Gepard, sondern nur eine ähnlich angepaßte Angehörige der Felinae.

Die Schleichkatzen (Viverridae einschließlich „*Herpestidae*“) sind eine sehr arten- und formenreiche Raubtiergruppe, die verschiedentlich mit den Hyänen, mit denen sie serologisch und karyologisch eine Einheit bilden, als Herpestoidea zusammengefaßt werden. Die Viverriden sind gegenwärtig in Westeuropa, Südasien, Afrika und Madagaskar verbreitet. Abgrenzung und Gliederung werden in Zusammenhang mit tiergeographischen Fragen diskutiert (Zugehörigkeit von *Cryptoprocta* bzw. verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den madagassischen Ameiseneivettchen [*Eupleres*]

und den asiatischen Civetten [Hemigalinae: *Chrotogale*]). Als erdgeschichtlich älteste Viverriden werden meist die Stenoplesictinae (*Stenoplesictis*, *Palaeoprionodon* aus dem Alt-Tertiär Eurasiens) angesehen, doch ist auf diesem Niveau eine Abgrenzung von den Feliden praktisch nicht möglich. Sicher als Viverriden zu klassifizierende Formen sind erst aus dem jüngeren Oligozän bekannt. Die rezenten Schleichkatzen lassen sich in mehrere Hauptgruppen gliedern: Die Viverrinae, Paradoxurinae, Hemigalinae und Herpestinae mit vorwiegend afrikanischer und asiatischer Verbreitung und die ausschließlich auf Madagaskar (einschließlich Komoren) beschränkten Cryptoproctinae, Fossinae (= Euplerinae) und Galidiinae. Die bisher bekannten Fossilfunde aus dem Jung-Tertiär Eurasiens und Afrikas (*Herpestides*, *Semigenetta*, *Viverra*, *Tungurictis*, *Jourdanictis*, *Kichechia*) lassen keine konkreten Angaben über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Viverriden zu, so daß diese nur über die rezenten Formen zu beurteilen sind. Für die madagassische Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*), die neben verschiedenen altertümlichen auch einige felide Merkmale besitzt und deshalb verschiedentlich auch als eigene Familie (Cryptoproctidae) abgetrennt wird, ist ein langer phyletischer Eigenweg anzunehmen. Sie wird meist mit den alttertiären Proailurinen in Verbindung gebracht. Die Madagaskar-Mungos (Galidiinae: *Galidia*, *Galidictis*, *Salanoia* und *Mungotictis*) stehen nach RADINSKY den Herpestinen näher als den übrigen Viverriden. Die ebenfalls madagassischen Gattungen *Fossa* und *Eupleres* stehen nach PETTER wiederum den Galidiinen näher als den asiatischen Hemigalinen (z. B. *Hemigalus*, *Chrotogale*). PETTER nimmt eine erst im frühen Miozän erfolgte Einwanderung und Aufspaltung der madagassischen Schleichkatzen an, was zumindest für *Cryptoprocta* fraglich erscheint. Gesichert ist jedenfalls die Herkunft der Madagaskar-Schleichkatzen vom afrikanischen Festland her.

Die Palmenroller (Paradoxurinae) sind mit Ausnahme des afrikanischen Pardelrollers (*Nandinia binotata*) in Südasien heimisch (z. B. *Paradoxurus*, *Paguma*, *Arctictis*). Von den Viverrinae dürften die Zibetkatzen (*Viverra*) in Asien entstanden sein, die Ginsterkatzen (*Genetta*) hingegen nach PETTER in Afrika. Für die Viverrinen ist eine Radiation im Pleistozän Afrikas anzunehmen (z. B. *Viverra*, *Pseudocivetta*, *Civettictis*). Sie haben Europa erst spät erreicht. Für die Mangusten (Herpestinae: *Herpestes*, *Mungos*, *Ichneumia*, *Suricata*) gilt ähnliches. Herpestinen sind im Alt-Miozän mit *Kichechia* in Afrika und *Herpestes* in Europa nachgewiesen. Sie stehen den Stammformen der jüngeren Mangusten nahe. Herpestinen haben im Pleistozän auch Asien und später neuerlich Südeuropa besiedelt. Die Schleichkatzen haben die Neue Welt nicht erreicht.

Die Hyänen (Hyaenidae) sind gegenwärtig durch drei Gattungen (*Proteles*, *Hyaena* und *Crocuta*) auf Afrika, Vorder- und Südasien beschränkt (*Proteles* und *Crocuta* in Afrika südlich der Sahara, *Hyaena* in Afrika, Vorder- und westliches Südasien [Afghanistan]). Fossilfunde haben wesentlich zur Stammes- und Verbreitungsgeschichte beigetragen. Die heutigen Hyänen zeigen — wenn man vom Erdwolf (*Proteles cristatus*) als Termitenfresser absieht — durch die Vergrößerung der Prämolaren eine überaus charakteristische Gebißdifferenzierung, die mit der osteophagen Ernährungsweise in Zusammenhang steht. Nach DE BEAUMONT steht *Herpestides* aus dem Jung-Oligozän Europas den Stammformen der Hyänen sehr nahe. Die Hyänen sind jedenfalls spezialisierte Abkömmlinge von Schleichkatzen, was durch morphologisch-anatomische, serologische und karyologische Befunde bestätigt wird. Die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Hyaeniden werden nicht einhellig beurteilt, da Parallelerscheinungen (v. a. im Gebiß) eine große Rolle spielen. Nach der Fossildokumentation ist eine frühe Trennung der *Hyaena*- und der *Crocuta*-Linie anzunehmen. *Hyaena* läßt sich über *Protictitherium* (Mittel-Miozän) und *Pal-*

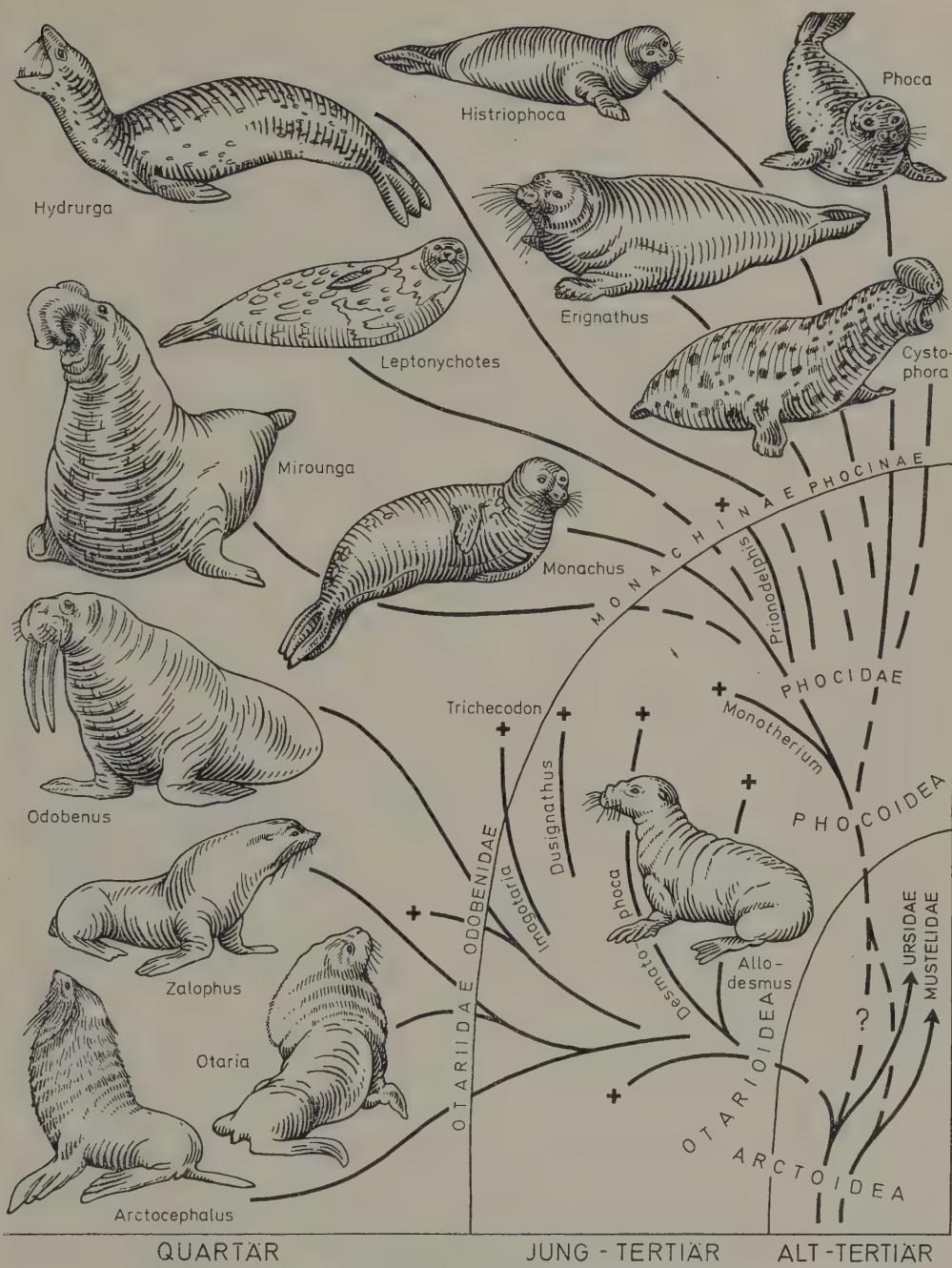


Abb. 84. Die Evolution der Robben (Pinnipedia). Diphyletischer Ursprung innerhalb der Arctoidea wahrscheinlich. Walrosse (Odobenidae) als Angehörige der Otarioidea. See-Elefanten (*Mirounga*) als spezialisierte Abkömmlinge der Monachinen, Klappmützen (*Cystophora*) als solche der Phocinen anzusehen.

*hyaena* (Jung-Miozän), *Crocuta* über *Miohyaena* (= „*Progenetta*“; Mittel-Miozän) und *Lycyaena* (Jung-Miozän) vom oligozänen *Herpestides*-Stock ableiten. Die seinerzeit als *Crocuta* klassifizierten miozänen Hyänen gehören, wie KRETZOI und KURTÉN erkannten, einer eigenen Linie (*Percocuta*) an, die sich nach SCHMIDT-KITTNER bereits im Oligozän von den übrigen Hyänen getrennt hatte. Die im Jung-Tertiär in Eurasien und Afrika verbreitete *Percocuta*-Gruppe verschwindet im jüngsten Tertiär mit Großformen (*P. gigantea*) wieder. Als eigene Gruppe werden meist die „Wald“hyänen (Ictitheriinae: *Ictitherium*, *Plioviverrops*, *Palhyaena*) des Jung-Tertiär zusammengefaßt, die auf „*Progenetta*“ zurückgeführt werden. Aus ihnen haben sich auch die Gepardhyänen (*Euryboas* und *Chasmaphorhetes*), die im Pliozän nicht nur in Eurasien und Afrika heimisch waren, sondern im Blancan über die Beringbrücke auch Nordamerika erreicht haben, entwickelt. Es waren schlankbeinige Hyänen, die mit dem Alt-Quartär wieder verschwunden waren. Nach KURTÉN ist *Hyaena* im Westen (*H. pyrenaica* im Pliozän Europas), *Crocuta* hingegen im Osten (*C. sivalensis* im ältesten Quartär Südasiens) entstanden. Während des Pleistozäns war nicht nur die *Crocuta*-Gruppe in Europa heimisch, sondern auch *Hyaena* mit *H. hyaena* sowie mit *H. perrieri* und *H. brevirostris*, die der rezenten *H. brunnea* nahestehen. Während letztere bereits im Alt-Quartär in Europa aussterben, verschwindet *H. hyaena* erst während, *Crocuta crocuta spelaea* am Ende des Jung-Pleistozäns in Europa.

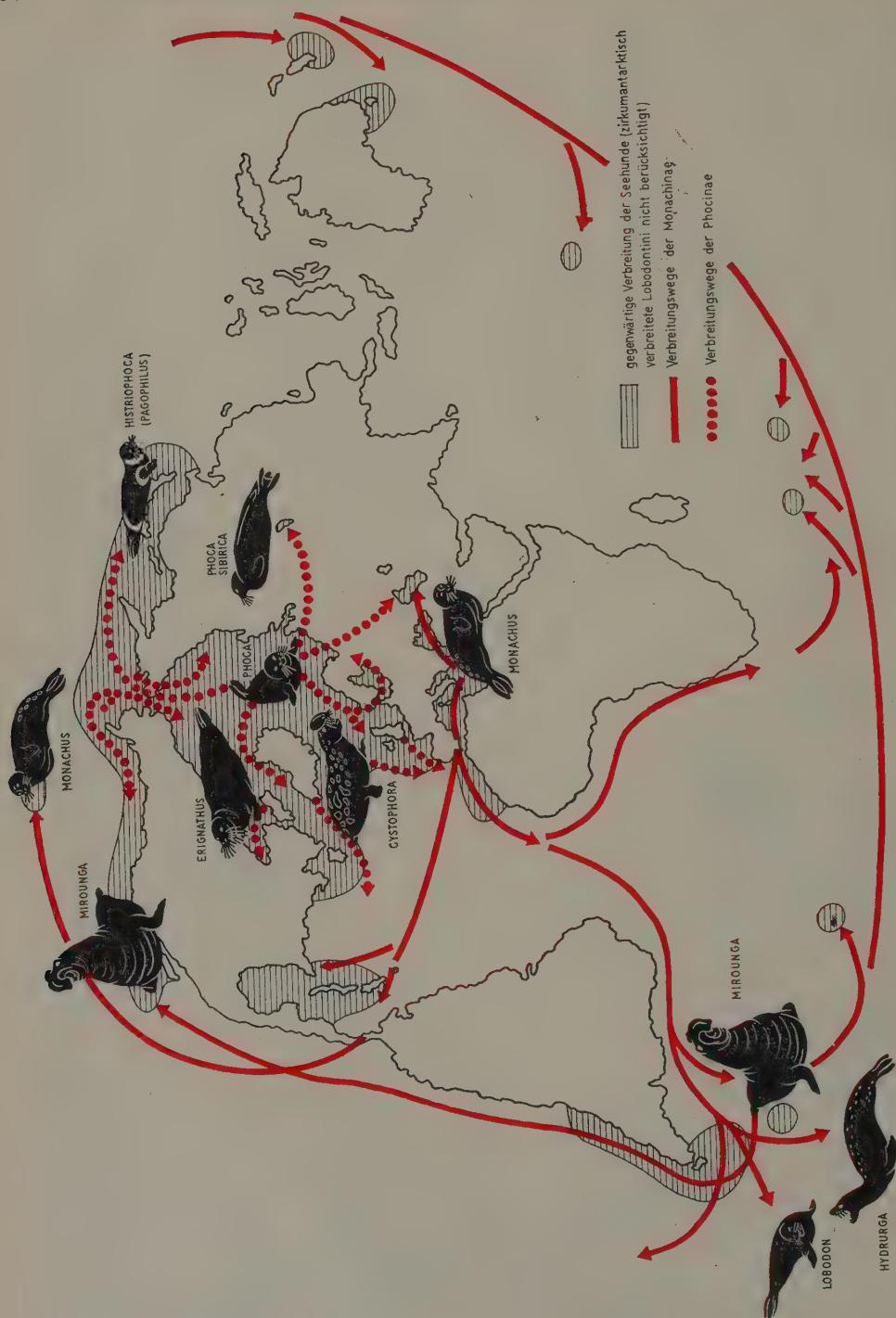
Wie bereits oben erwähnt, sind die Robben (Ohrenrobben, Walroß und Seehunde) an das Wasserleben angepaßte Abkömmlinge arctoider Raubtiere (Abb. 84). Ihre stammesgeschichtliche Einheit wird diskutiert (Mono- oder Diphylie). Unter den heutigen Robben bilden die Otarioidea (Otariidae und Odobenidae) und die Phocoidea (Phocidae) zwei morphologisch gut trennbare Gruppen. Nach der Verbreitung und der Fossil-dokumentation ist ein getrennter Ursprung der Robben anzunehmen, indem die Otarioidea mit den Bären auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückzuführen sind, während die Phocoidea sich möglicherweise aus Musteliden entwickelt haben. Die Otariiden kommen gegenwärtig in den Küstenregionen des Nordpazifik, ferner von Südamerika, Südafrika und Südaustralien sowie auf Inseln der südlichen Ozeane (z. B. Neuseeland, Tasmanien, Kerguelen, Crozet-Inseln, Tristan da Cunha, Südgeorgien) vor.

Mit *Enaliarctos* (Enaliarctidae) aus dem Alt-Miozän (Late Arikareean) Nordamerikas erscheinen die **Otarioidea** erstmals im Bereich des Nordpazifik. *Enaliarctos* vermittelt zwischen oligozänen Amphicynodontinen (z. B. *Cephalogale*, *Pachycynodon*) und den Otariiden. Weitere Fossilfunde von der nordamerikanischen Pazifikküste zeigen, daß es im Jung-Tertiär zu mehreren Radiationen kam, die zur Entstehung der Desmatophociden (*Desmatophoca*, *Allodesmus*), der Odobeniden (Imagotariinae: *Imagotaria*, *Pontolis*; Dusignathinae: *Dusignathus*) und der Otariiden geführt hat. Letztere erscheinen mit *Pithanotaria* im jüngeren Mittel-Miozän und *Thalassoleon* im Jung-Miozän. Im Pliozän treten mit *Arctocephalus* und *Callorhinus* die ersten Pelzrobben (Arctocephalini) auf, aus denen sich im jüngsten Tertiär die Seelöwen (Otariini mit *Zalophus* und *Eumetopias* sowie mit *Neophoca*, *Phocarcetos* und *Otaria*) entwickelt haben. Pelzrobben (*Arctocephalus*) und Seelöwen (*Otaria*, *Phocarcetos*, *Neophoca*) sind auch auf der südlichen Hemisphäre verbreitet (Abb. 85).

Die Walrosse (Odobenidae) sind gegenwärtig mit *Odobenus rosmarus* auf die Arktis und die arktischen Regionen von Pazifik und Atlantik beschränkt. Nach der Fossil-dokumentation sind sie im Jung-Tertiär im Nordpazifik entstanden. Mit *Prorosmarus* erscheinen die Odobeniden erstmals an der Atlantik-Küste Nordamerikas. Nach der damaligen paläogeographischen Situation gelangten sie als noch nicht kaltsteno-therm Formen über die damals offene Panamastraße in den Atlantik, wo sie mit *Alach-*



Abb. 85. Das gegenwärtige Verbreitungsbild der Otarioidea und seine vermutliche Entstehung. Der nördliche Pazifik als Ursprungsgebiet im Tertiär und die seither erfolgte Ausbreitung der Walrosse (Odobenidae) durch die Panamastrasse in den Atlantik und der Ohrenrobben (Otariidae) längs der Westküste Südamerikas über die subantarktischen Gewässer bis nach Südafrika und Australien.



*therium* und *Trichecodon* im Plio-Pleistozän nachgewiesen sind. Erst im Pleistozän breiteten sich die Walrosse mit *Odobenus* von der Arktis über die Beringstraße in den nördlichsten Pazifik aus. Die zeitweise Entstehung der Beringbrücke durch eustatische Meeresspiegelschwankungen führte zur Aufspaltung in zwei Unterarten (*Odobenus rosmarus divergens* im Pazifik, *O. r. rosmarus* im Atlantik).

Die Stammes- und Verbreitungsgeschichte der Seehunde (Phocidae) als einzige Vertreter der **Phocoidea** ist durch Fossilfunde viel schlechter dokumentiert. Auch die systematische Gliederung ist mit Problemen verknüpft. Nach neueren Untersuchungen sind die Cystophorinen (*Cystophora* und *Mirounga*) keine natürliche Einheit, sondern jeweils durch den „Rüssel“ ähnlich spezialisierte Angehörige der Monachinen (*Mirounga*) und der Phocinen (*Cystophora*). Die Entstehung der Phociden ist zugleich mit physiologischen Fragen verknüpft. Waren die ältesten Seehunde Warm- oder Kaltwasserformen, waren es Süßwasser- oder Meeresbewohner? Eine endgültige Antwort auf diese Fragen kann derzeit nicht gegeben werden. Von ORLOV seinerzeit und von SAVAGE neuerdings wieder wird *Semantor macrurus* aus dem Jung-Miozän von Kasachstan als Angehöriger der Robben bzw. als Stammform der Robben angesehen. *Semantor* ist nach Auffassung des Verf. ein langschwänziger, hochspezialisierter, süßwasserbewohnender Fischotter (es sind nur postcraniale Skelettreste bekannt), der — abgesehen von morphologischen Unterschieden — bereits wegen des erdgeschichtlichen Alters nicht als Stammform der Seehunde in Betracht kommt. Die erdgeschichtlich ältesten Seehundreste (Gliedmaßenknochen) sind aus dem Mittel-Miozän der Atlantikküste (Faluns de la Touraine in Frankreich, Hemingfordian von Virginia) und der Paratethys (Mitteleuropa) bekannt. Es sind Angehörige der Mönchsrobben (Monachinae: *Monotherium*, *Miophoca*), die noch in historischer Zeit als ausgesprochene Warmwasserformen vom Mittelmeer und den Kanaren (*M. monachus*) über die Karibik (*M. tropicalis*) bis in den Nordpazifik (*M. schauinslandi*) verbreitet waren, sowie der Phocinae (*Phocanella*). Die Tethys-Verbreitung der Mönchsrobben erklärt sich aus der paläogeographischen Situation im Jung-Tertiär, indem die Ausbreitung vom Atlantik über die Panamastrasse in den Pazifik erfolgte. *Monachus tropicalis* kam im Pleistozän auch an den Küsten Floridas vor. Mönchsrobben gelangten im Jung-Tertiär längs der Atlantikküsten auch auf die südliche Hemisphäre, wie *Prionodelphis* aus dem jüngeren Tertiär Argentiniens und Südafrikas dokumentiert (Abb. 86). Aus primitiven Mönchsrobben haben sich nicht nur die modernen Südrobben (*Lobodon*, *Hydrurga*, *Ommatophoca* und *Leptonychotes*), sondern auch die See-Elefanten (*Mirounga*) entwickelt.

Die Seehunde (Phocinae) sind demgegenüber als kaltstenotherme Robben auf die nördliche Hemisphäre beschränkt. Sie besiedeln gegenwärtig die arktische (*Erignathus* und *Phoca hispida*), subarktische (*Ph. groenlandica* und *Ph. fasciata*) und boreale Region (*Halichoerus* und *Phoca vitulina*) der Ozeane der nördlichen Halbkugel. Die gegenwärtig disjunkte (amphiboreale) Verbreitung des gemeinen Seehundes (*Phoca vitulina*) an den Küsten des nördlichen Nordatlantik und Pazifik lässt auf eine einst

---

Abb. 86. Das gegenwärtige Verbreitungsbild der Seehunde (Phocidae) und seine vermutliche Entstehung. Die Paläarktis als vermutliches Entstehungsgebiet. Ausbreitung der Mönchsrobben (Monachinae) während des Jung-Tertiärs einerseits (*Monachus*) vom Mittelmeer über den Atlantik in die Karibik und in den Pazifik, andererseits längs der Atlantikküsten bis in die subantarktischen Gewässer (Falkland-Inseln). Dort Entstehung der Lobodontini und von *Mirounga*, die sich längs der Westküste Südamerikas bis zur Guadelupe-Insel vor Niederkalifornien im Norden ausgebretet hat. Die Phocinae als kaltstenotherme Formen blieben auf die nördliche Hemisphäre beschränkt.

transarktische Verbreitung schließen. Verschiedene Brack- und Süßwasserseen wurden gleichfalls, und zwar meist erst in erdgeschichtlich junger Zeit, besiedelt. Die Seehunde der Ostsee (*Phoca hispida botnica*), des Ladogasees (*Ph. h. ladogensis*) und des Lower Seal Lake in Kanada (*Ph. vitulina concolor*) sind postglaziale Einwanderer. Die Baikalrobbe (*Ph. sibirica*) dürfte im Pleistozän in den Baikalsee gelangt sein, während für die Kaspirobbe (*Ph. [Pusa] capsica*) verschiedentlich die Meinung vertreten wird, sie sei ein Nachkomme von *Praepusa pannonica* aus dem Sarmat der Paratethys. Verbreitungsgeschichtlich interessant ist das Vorkommen der Sattelrobbe (*Pagophilus groenlandicus*) im Neolithikum der Ostsee und jenes der Kegelrobbe (*Halichoerus grypus*), die heute südlich bis zur Sable-Insel im Süden von Neufundland vorkommt, im Pleistozän bis Südost-Virginia.

### 2.3.13. Die Hasenartigen (Lagomorpha)

Wie bereits auf S. 44 erwähnt, sind die Hasenartigen nicht näher mit den Nagetieren verwandt. Tiefgreifende morphologisch-anatomische Unterschiede zeigen, daß sie sich aus einer anderen Wurzelgruppe unter den placentalen Säugetieren entwickelt haben. Die Gemeinsamkeiten mit den Rodentia beruhen entweder auf Primitivmerkmalen oder Parallelerscheinungen (z. B. Nagegebiß), doch sind letztere nur oberflächlicher Natur. Interessant ist, daß diese herbivoren Säugetiere im Verhalten und auch ernährungsphysiologisch (durch die Pseudorumination) etwas an Paarhufern erinnern. Die stammesgeschichtliche Herkunft der Lagomorphen wird auch gegenwärtig noch diskutiert. Sie wird verschiedentlich in der Nähe von *Zalambdalestes* (Ober-Kreide) bzw. *Pseudictops* (Paleozän) innerhalb der Insektenfresser gesucht, da die meist als älteste Lagomorphen angesehenen Eurymyliiden (*Eurymylus*) aus dem Paleozän Asiens nicht als ihre Stammformen in Betracht kommen.

Die Lagomorphen werden gegenwärtig durch die Pfeifhasen (Ochotonidae) und die Hasen (Leporidae) vertreten. Während die Pfeifhasen heute nur durch eine Gattung (*Ochotona*) mit etwa 14 Arten disjunkt auf der nördlichen Hemisphäre (Asien und westliches Nordamerika) vorkommen, sind die Hasen durch mindestens acht Gattungen (z. B. *Lepus*, *Sylvilagus*) mit knapp 50 Arten fast kosmopolitisch verbreitet (Abb. 87). Sie fehlen nur im Nordosten und Süden Südamerikas, in Madagaskar, Java und Borneo sowie in der australischen Region und der Antarktis.

Als ältester Lagomorphe ist nach TOBIEN *Mimolagus* aus dem (?) Paleozän Zentralasiens anzusehen. Zwischenformen, die zu den übrigen Lagomorphen vermitteln würden, fehlen. Diese selbst erscheinen mit primitiven Leporiden (*Lushilagus*) im Jung-Eozän Ostasiens, etwas später auch in Nordamerika (*Mytonolagus*). Demnach scheinen die Lagomorphen in Asien entstanden zu sein. *Mytonolagus*, der von *Lushilagus* abgeleitet werden kann, bildet die Stammform der Palaeolaginen (*Megalagus*, *Palaeolagus*, *Litolagus*) aus dem Oligozän Nordamerikas. Weitere Palaeolaginen sind mit *Desmatolagus* und *Gobiolagus* aus dem Oligozän Asiens nachgewiesen. Sie werden im älteren Miozän von den Archaeolaginen abgelöst, die mit *Archaeolagus* (Alt-Miozän), *Notolagus* und *Hypolagus* (im Jung-Tertiär bzw. Pleistozän) in Nordamerika verbreitet waren. Im Pliozän gelangte *Hypolagus* auch nach Eurasien, wo er im Pleistozän von *Lepus* als Angehörigem der Leporinae abgelöst wird. Innerhalb der Leporinen, die erstmals mit *Alilepus* im Jung-Miozän Asiens erscheinen, kommt es im jüngeren Tertiär zu einer Art Radiation, die zur Entstehung zahlreicher Genera geführt hat, von denen manche gegenwärtig auf Schrumpfareale beschränkt sind (z. B. *Romerolagus*: Mexiko; *Pentalagus*: Ryu-Kyu-Inseln, *Pronolagus*: Südafrika). Sie wurden seinerzeit als letzte Überlebende der Palaeolaginen klassifiziert. Nach

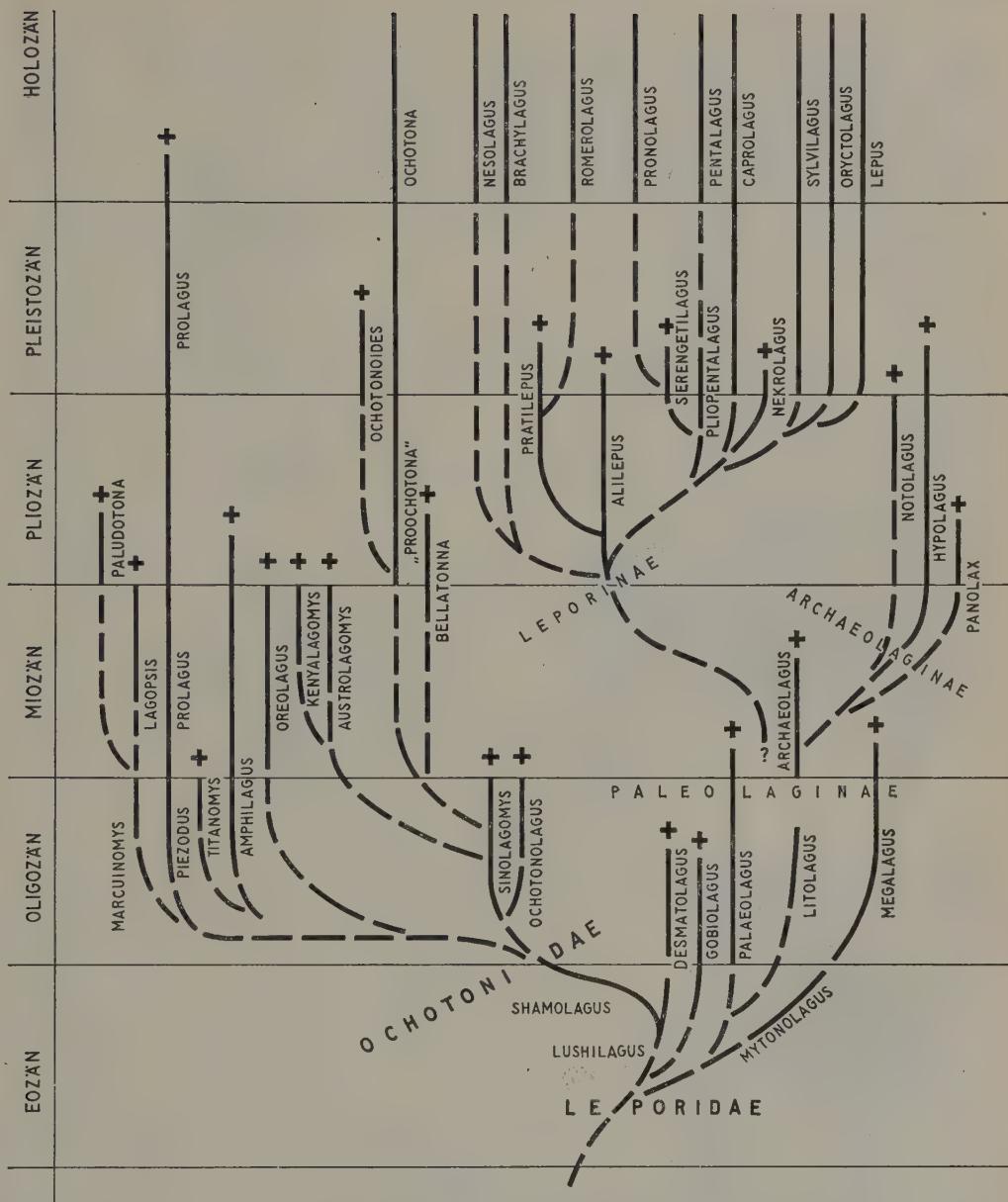


Abb. 87. Die Evolution der Lagomorpha. Beachte mehrfache Radiation der Hasen (Leporidae: Palaeolaginae, Archaeolaginae und Leporinae) und die Artenfülle der Pfeifhasen (Ochotonidae) im Tertiär. *Ochotona* als einzige überlebende Gattung der Pfeifhasen.

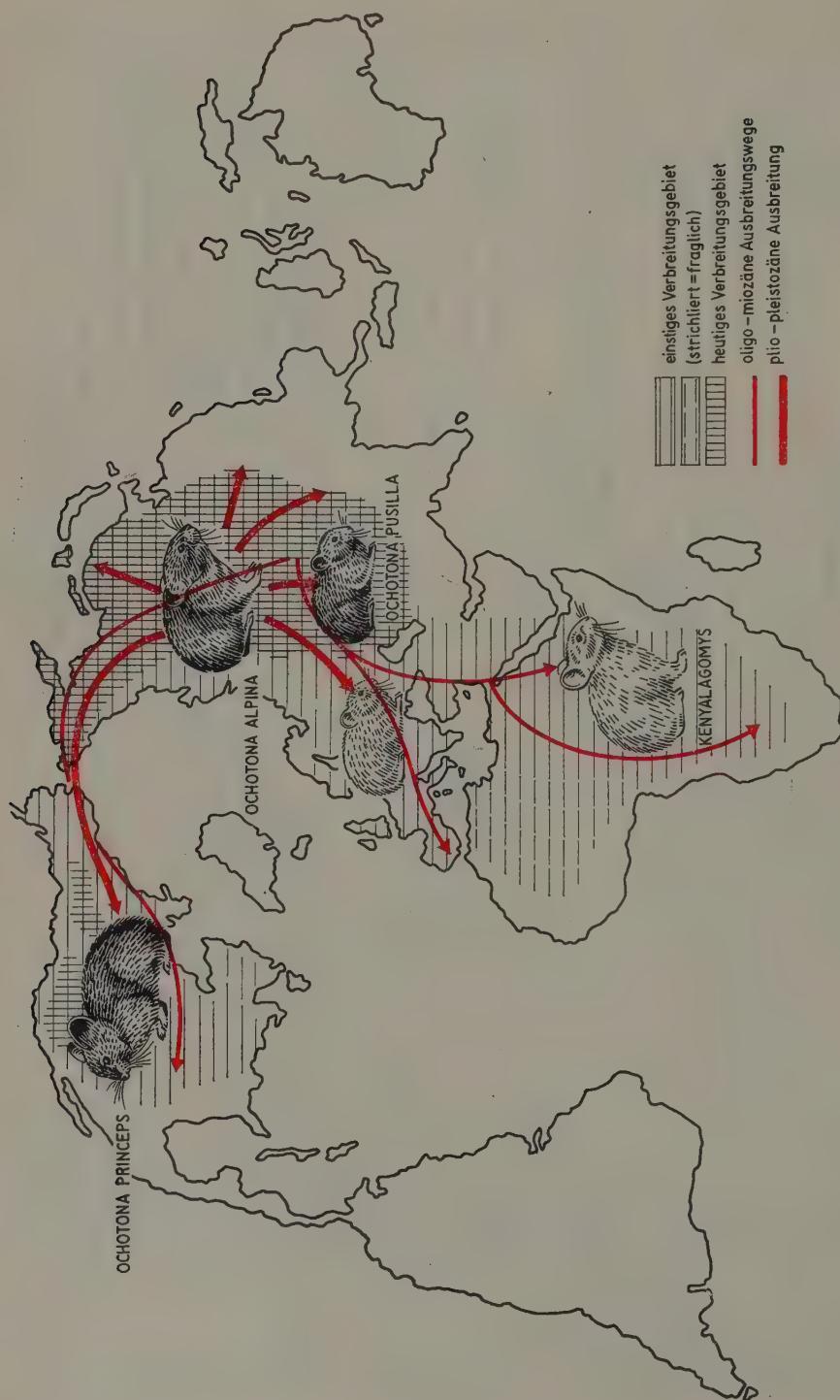


Abb. 88. Einstige und heutige Verbreitung der Pfeifhasen (Ochotonidae). Asien als Urheimat. Radiationen führten im Oligozän zur Ausbreitung nach Europa, im Miozän nach Afrika und Nordamerika. Das pleistozäne Verbreitungsgebiet, welches große Teile Eurasiens und Nordamerikas umfaßt, ist das Ergebnis einer neuerlichen Radiation im Plio-Pleistozän. Seit dem Pleistozän Rückgang und Beschränkung auf die gegenwärtigen, disjunktiven Verbreitungsareale.

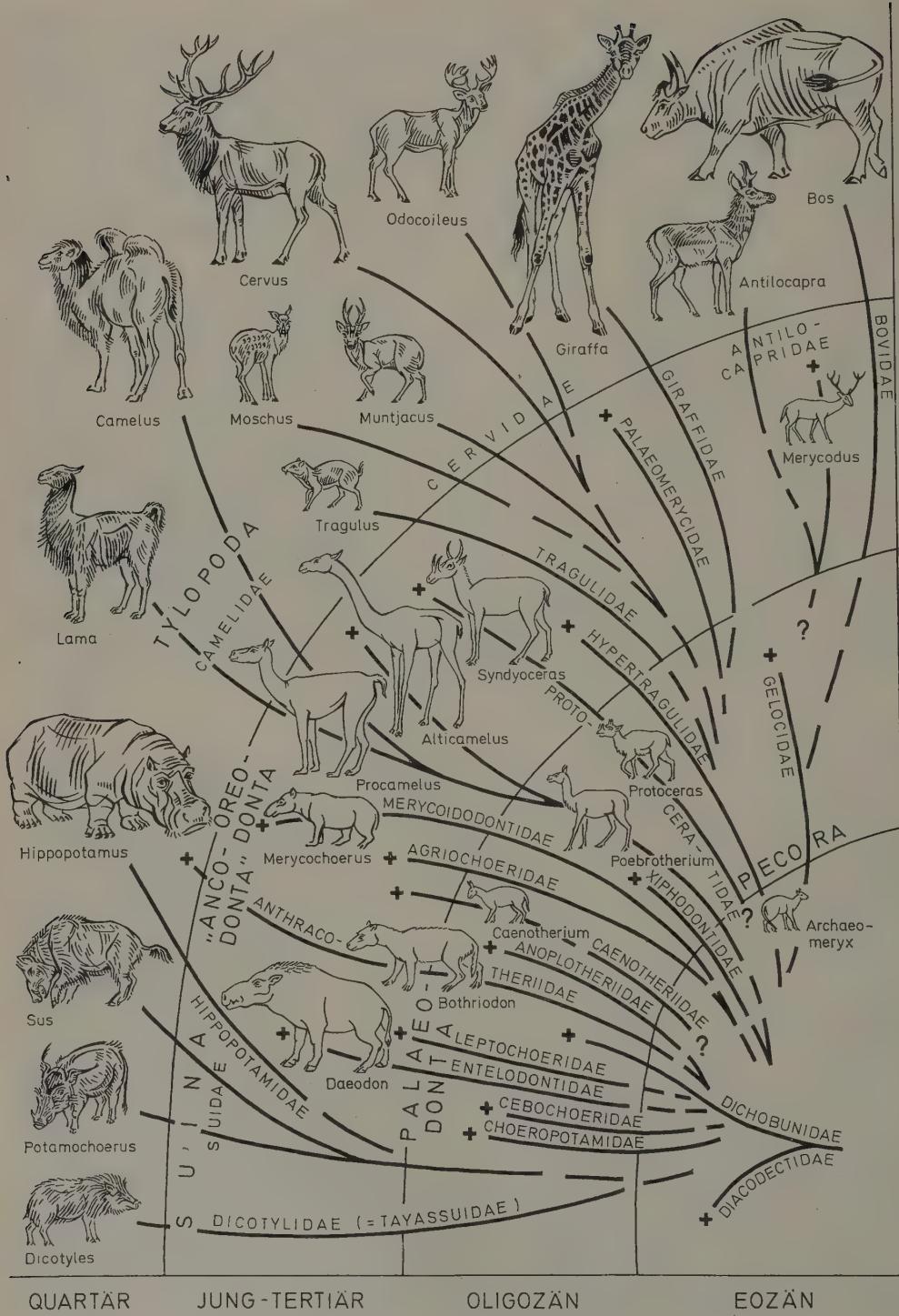
HIBBARD haben sich *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* und *Lepus* über *Nekrolagus* des Pliozäns aus *Alilepus* entwickelt. *Lepus* ist gegenwärtig mit fast 30 Arten die am weitesten verbreitete Gattung. Sie hat in Nordamerika, Afrika und Eurasien die offenen Landschaften von den (Halb-)Wüsten bis zur Tundra und zu alpinen Matten besiedelt. Der Schneehase (*Lepus timidus*), der gegenwärtig als boreo-alpines Element in Eurasien disjunkt verbreitet ist, ist erst während des Pleistozäns entstanden. Zur Disjunktion kam es erst in der Nacheiszeit. Wildkaninchen (*Oryctolagus*) waren bereits im Alt-Villafranchium (*O. laynensis*) in Europa heimisch und kamen postglazial noch in Mitteleuropa vor. Erst im Mittelalter erscheint *Oryctolagus cuniculus* wieder in Mitteleuropa.

Die heutigen Pfeifhasen (*Ochotona*) sind die letzten Überlebenden der im Tertiär in Europa und Afrika weit verbreiteten Ochotoniden. Im Gliedmaßenbau und Aussehen deutlich primitiver als die Leporiden, sind sie im Gebiß höher spezialisiert. Die ältesten Ochotoniden erscheinen im mittleren Oligozän Asiens (*Sinolagomys*, *Ochotonolagus*) und Europas (*Shamolagus*) und damit später als die ersten Leporiden, von denen sie abstammen. Im Jung-Oligozän Europas treten plötzlich Angehörige mehrerer Linien auf (*Piezodus*, *Amphilagus*, *Titanomys*, *Marcuinomys*), die zweifellos Einwanderer aus Asien sind. In der *Marcuinomys-Lagopsis*- und der *Piezodus-Prolagus*-Linie, die sich bis ins Pleistozän fortsetzt, kommt es zur Hypodontie und Wurzellosigkeit der Backenzähne. Angehörige verschiedener Linien sind aus dem Jung-Tertiär von Asien (*Bellatonna*, *Alloptox*), Nordamerika (*Oreolagus*) und Afrika (*Austrolagomys*, *Kenyalagomys*) bekannt (Abb. 88). Sie dokumentieren die einst weite Verbreitung der Pfeifhasen. *Ochotona* erscheint erstmalig im Jung-Miozän Eurasiens und gelangt im Hemphillian auch nach Nordamerika. Zwerg- oder Steppenpfeifhasen (*Ochotona pusilla*), die gegenwärtig in den Steppen Mittelasiens beheimatet sind, waren im Jung-Pleistozän zeitweise bis nach Westeuropa verbreitet.

### 2.3.14. Die Paarhufer (Artiodactyla)

Die Paarhufer bilden gegenwärtig mit etwa 70 Gattungen und mehr als 150 Arten eine gegenüber den Unpaarhufern teilweise noch in voller Blüte stehende Säugetierordnung. Trotz der Formenfülle handelt es sich um eine natürliche Einheit, wie der Fußbau (Tarsus) erkennen läßt. Sie lassen sich von paleozänen Urhauptieren (*Condylarthra*) ableiten, ohne daß jedoch eine bestimmte Gruppe als Wurzelgruppe angegeben werden kann. Wahrscheinlich sind die Vorfahren unter den Arctocyoniden zu suchen, die zugleich den Stammformen der Wale nahestehen.

Die Großgliederung der Paarhufer erfolgt keineswegs einheitlich. Während die rezenten Formen zwangsläufig eine Dreiteilung in die Nichtwiederkäuer, Schwielensohler und die eigentlichen Wiederkäuer (Ruminantia i. e. S. = *Pecora*) zulassen, stößt diese Einteilung bei den Fossilformen auf Schwierigkeiten. Abgesehen davon, daß das Wiederkäuen innerhalb der Paarhufer zweimal unabhängig voneinander erworben wurde, ist es bei fossilen Formen nicht nachweisbar. Interessant ist, daß das Wiederkäuen auch von Beuteltieren (*Macropus*, *Wallabia*, *Setonix*) und Klippschliefern (*Procarvia*) erworben wurde sowie Ansätze dazu unter den echten Schweinen (Hirscheber) und den Nabelschweinen festzustellen sind. Nach morphologischen Kriterien ist eine Großgliederung der Paarhufer in die Palaeodonta, *Suina*, „*Ancodonta*“, *Oreodonta*, *Tylopoda* und *Pecora* möglich (Abb. 89). Mit der Zuordnung verschiedener Fossilformen sind zugleich etliche tiergeographische Probleme verbunden (z. B. Xiphodontiden als altweltliche Tylopoden, Dromomeryciden als neuweltliche „Giraffoidea“?), die auch gegenwärtig z. T. nicht endgültig gelöst sind.



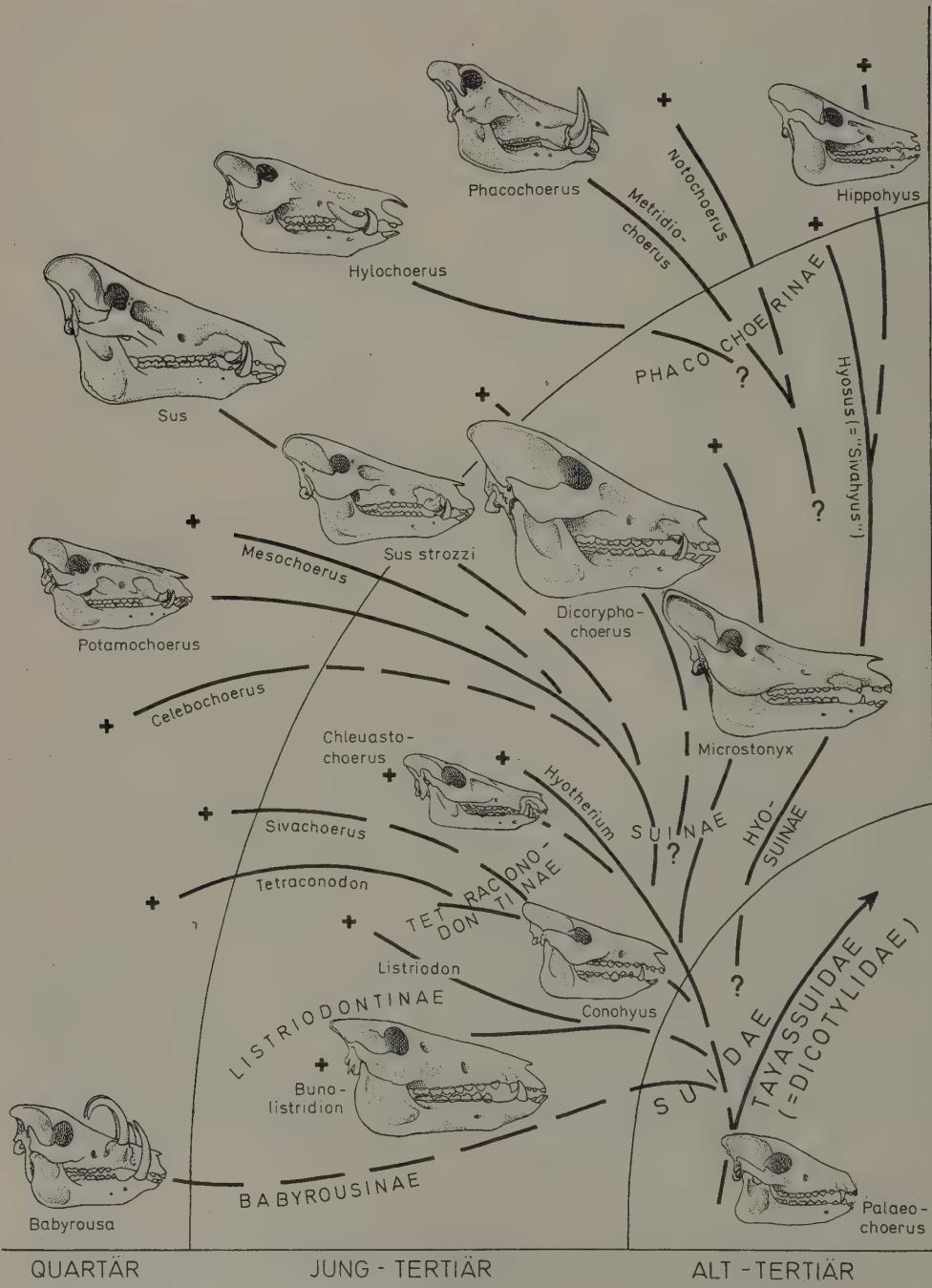
Die erdgeschichtlich ältesten und zugleich primitivsten Paarhufer sind die **Palaeodonta**, die nach ihrer Merkmalskombination verschiedenen Familien zugeordnet werden (Dichobunidae, Diacodectidae, Leptochoeridae, Entelodontidae, Choeropotamidae und Cebochoeridae). Die ältesten Formen erscheinen im Alt-Eozän von Nordamerika (*Diacodexis*, *Bunophorus* [= „Wasatchia“]) und Europa (*Protodichobune*). Es sind kleine fünf- bzw. vierzehige Huftiere mit einem primitiven Gehirn, vollständigem Gebiß aus brachydonten, bunodonten Molaren und getrennten Metapodien. Cuboid und Naviculare im Tarsus sind nicht verwachsen. Mit den Entelodontiden im Oligo-Miozän (*Achaenodon*, *Entelodon*, *Daeodon*) haben die Paarhufer auf der nördlichen Hemisphäre Formen mit richtigen didactylen Extremitäten hervorgebracht, ohne daß es zur Bildung von Kanonenbeinen kam.

Innerhalb der **Suina** lassen sich die **Suoidea** (Suidae und Tayassuidae) und die **Hippopotamoidea** (Hippopotamidae) unterscheiden. Die Schweine (Suidae) sind gegenwärtig auf die Alte Welt, die Nabelschweine oder Pekaris (Tayassuidae) auf die Neue Welt beschränkt (südliches Nordamerika, Zentral- und Südamerika). Die Verbreitungsgeschichte der Tayassuiden ist, wie Fossilfunde zeigen, außerordentlich abwechslungsreich verlaufen. In ihrer Urheimat längst ausgestorben, wurde der größte Teil des heutigen Verbreitungsgebietes erst im Quartär besiedelt. Die Tayassuiden dürften in Asien entstanden sein, wie das erste Auftreten im Alt- bzw. Mittel-Oligozän Nordamerikas (*Perchoerus*, *Thinohyrus*) und Europas (*Dolichoerus*, [*Pro-*]*Palaeochoerus*) vermuten läßt. Sie stammen wahrscheinlich von Dichobuniden ab. In Nordamerika haben sich die Nabelschweine ab dem Oligozän in mehreren Linien kontinuierlich entwickelt (*Hesperhyus*, *Dyseohyus*, *Prosthennops*, *Cynorca*, *Platygonus*), wobei es im Jung-Tertiär wiederholt zur Auswanderung nach Eurasien kam (*Taucanamo* im Mittel-Miozän, *Schizocchoerus* und *Pecarichoerus* im Jung-Miozän). Mit *Pecarichoerus* waren die Tayassuiden im Pliozän sogar bis Südafrika verbreitet. Während die Tayassuiden in der Alten Welt im Pleistozän jedoch wieder verschwunden waren, entwickelten sie in Nordamerika mit *Platygonus*, *Mylohyus* und *Tayassu* eine ziemliche Formenfülle, unter der auch Kältesteppenformen nicht fehlten. Im Pleistozän haben die Pekaris auch Südamerika erreicht. Gegenwärtig sind die Nabelschweine durch drei Gattungen (*Tayassu*, *Dicotyles* und *Catagonus*) in der neotropischen Region verbreitet. Sie lassen sich auf *Prosthennops* aus dem Pliozän Nordamerikas zurückführen. Nur mit dem Halsbandpekarí (*Dicotyles tajacu*) sind sie auch in der südlichen nearktischen Region (Arizona, New Mexico, Texas) heimisch. Die dritte rezente Art (*Catagonus wagneri*) ist erst kürzlich im Chaco von Uruguay lebend entdeckt worden, nachdem die Gattung bereits seit langem (sub-)fossil aus dem Quartär bekannt war.

Die Suiden sind in ganz Afrika und Madagaskar sowie im gemäßigten und südlichen Eurasien verbreitet. In Neuguinea sind sie vom Menschen eingeführt worden. Die Neue Welt haben die Suiden als klimatisch anspruchsvollere Elemente nie erreicht. Die Suiden lassen sich in mehrere Unterfamilien gliedern (*Hyotheriinae*, *Hyosuinae*, *Babyrousiniae*, *Listriodontinae*, *Tetraconodontinae*, *Suinae*, *Sanitheriinae* und *Phacochoerinae*) (Abb. 90). Die Suiden erscheinen mit *Hyotherium* im Jung-Oligozän Euro-

---

Abb. 89. Die Evolution der Paarhufer (Artiodactyla). Großgliederung erfolgt nicht einheitlich. Die Palaeodonta als Wurzelgruppe. Die Nichtwiederkäuer gegenwärtig nur durch die Suina vertreten. Stammesgeschichtliche Herkunft der Flußpferde (Hippopotamidae) wird diskutiert. Unter den Wiederkäuern zwei getrennte Gruppen (Tylopoda und Pecora [einschließlich Tragulina]) zu unterscheiden. Herkunft der Gabelböcke (Antilocapridae) umstritten, jedoch wahrscheinlich von Cerviden abzuleiten. Gegenwärtig nur die Boviden in voller Entfaltung.



pas. Diese Linie setzt sich mit *Hyotherium* und *Chleuastochoerus* im Miozän fort. Von oligo-miozänen Hyotherien lassen sich praktisch die übrigen Suidenstämme ableiten. Die Listriodontinae waren mit *Bunolistriondon* und *Listriodon* im Jung-Tertiär Eurasiens und Afrikas, die Tetraconodontinae mit *Conohyus*, *Tetraconodon* und *Sivachoerus* im Jung-Tertiär und Pleistozän Eurasiens verbreitet. Bei den Tetraconodontinen kommt es zur Vergrößerung von Prämolaren. Mit der Großform *Tetraconodon magnum* im Pleistozän Südasiens verschwindet diese Gruppe wieder. Die Babyrousinae sind nur durch den rezenten Hirscheber (*Babyrousa babyrussa*) von Sulawesi (= Celebes) vertreten, dem unter den heutigen Suiden eine Sonderstellung zukommt, die den frühen Eigenweg dieser Linie erkennen läßt. Innerhalb der Suinae sind mehrere parallele Linien (z. B. *Celebochoerus*, *Propotamochoerus*, *Microstonyx*, *Nyanzachoerus*) zu unterscheiden. Sie werden gegenwärtig durch die Busch- und Flusschweine (*Potamochoerus*) Afrikas und Madagaskars und die Wildschweine (*Sus*) vertreten, die von Nordafrika über Europa bis nach Südostasien und Japan verbreitet sind. *Sus* tritt erstmals im Pliozän auf. Mit *Sus minor* im Pliozän und *S. strozzii* im Ältest-Quartär ist die *verrucosus*-Gruppe in Europa heimisch gewesen. *Sus scrofa* erscheint in Europa im älteren Quartär. Diese Art tritt im Quartär vor allem in den interglazialen Warmzeiten auf. Die stammesgeschichtliche Herkunft der Warzenschweine (*Phacochoerinae*) ist auch gegenwärtig noch nicht gelöst. *Metridiochoerus* (= *Kolpochoerus*) aus dem Plio-Pleistozän Afrikas und Israels ist kein Phacochoerine, so daß damit die Herkunft der Warzenschweine nicht geklärt ist. Mit *Stylochoerus*, *Omochoerus*, *Phacochoerus* und *Notochoerus* sind hingegen pleistozäne Warzenschweine genannt, von denen *Notochoerus* im Jung-Pleistozän richtige Großformen hervorgebracht hat. Die Warzenschweine sind hochspezialisierte Savannen- und Steppenbewohner. Diskutiert wird auch die Stellung des Riesenwaldschweines (*Hylochoerus*) Zentral-Afrikas. *Hylochoerus* ist zweifellos ein sekundärer Urwaldbewohner, doch ist es wahrscheinlich ein spezialisierter Angehöriger der Potamochoeren, der von *Kolpochoerus* aus dem Pliozän abstammt.

Die einzigen Angehörigen der Hippopotamoidea sind die Flußpferde (Hippopotamidae). Sie sind gegenwärtig auf Afrika südlich der Sahara beschränkt. Von den beiden rezenten Arten ist das Zwergflußpferd (*Choeropsis liberiensis*) in einzelnen Populationen in Westafrika, das Flußpferd (*Hippopotamus amphibius*) hingegen noch in weiten Teilen Afrikas südlich der Sahara heimisch. Im Niltal kommen Flußpferde im Norden bis Khartum vor. *Hippopotamus amphibius* war noch im Neolithikum und zur Eisenzeit in Palästina heimisch und ist erst in historischer Zeit aus dem nördlichen Niltal verschwunden. Die erdgeschichtlich ältesten Flußpferde (*Hippopotamus [Hexaprotodon] sculus* und *H. [H.] primaevus*) sind aus dem Jung-Miozän Südeuropas bekannt. Es sind zweifellos Einwanderer aus Afrika. Ihre phyletische Herkunft ist umstritten, indem sie einerseits als spezialisierte Abkömmlinge der Suoidea, andererseits von Anthracotheriiden angesehen werden. Flußpferde gelangten auch nach Süd- und Südostasien, wo sie im Pleistozän mit verschiedenen Formen (*Hippopotamus [Hexaprotodon] sivalensis*, *H. [H.] namadicus*) verbreitet waren, die das hexaprotodonte Stadium nicht überwunden haben (Abb. 91). Hingegen sind

Abb. 90. Die Evolution der Schweine (Suidae). Ableitung von oligozänen primitiven Tayassuiden (Palaeochoerus-Gruppe) Eurasiens. Der Hirscheber (*Babyrousa babyrussa*) von Sulawesi (= Celebes) als in vieler Hinsicht primitivste, das afrikanische Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*) als spezialisierteste Art, deren Herkunft noch nicht geklärt ist. Ausgestorbene Seitenlinien bilden die Listriodontinae, Tetraconodontinae und die Hysuinae. Stammbeschichtliche Beziehung von *Hylochoerus* umstritten (vgl. auch Text).

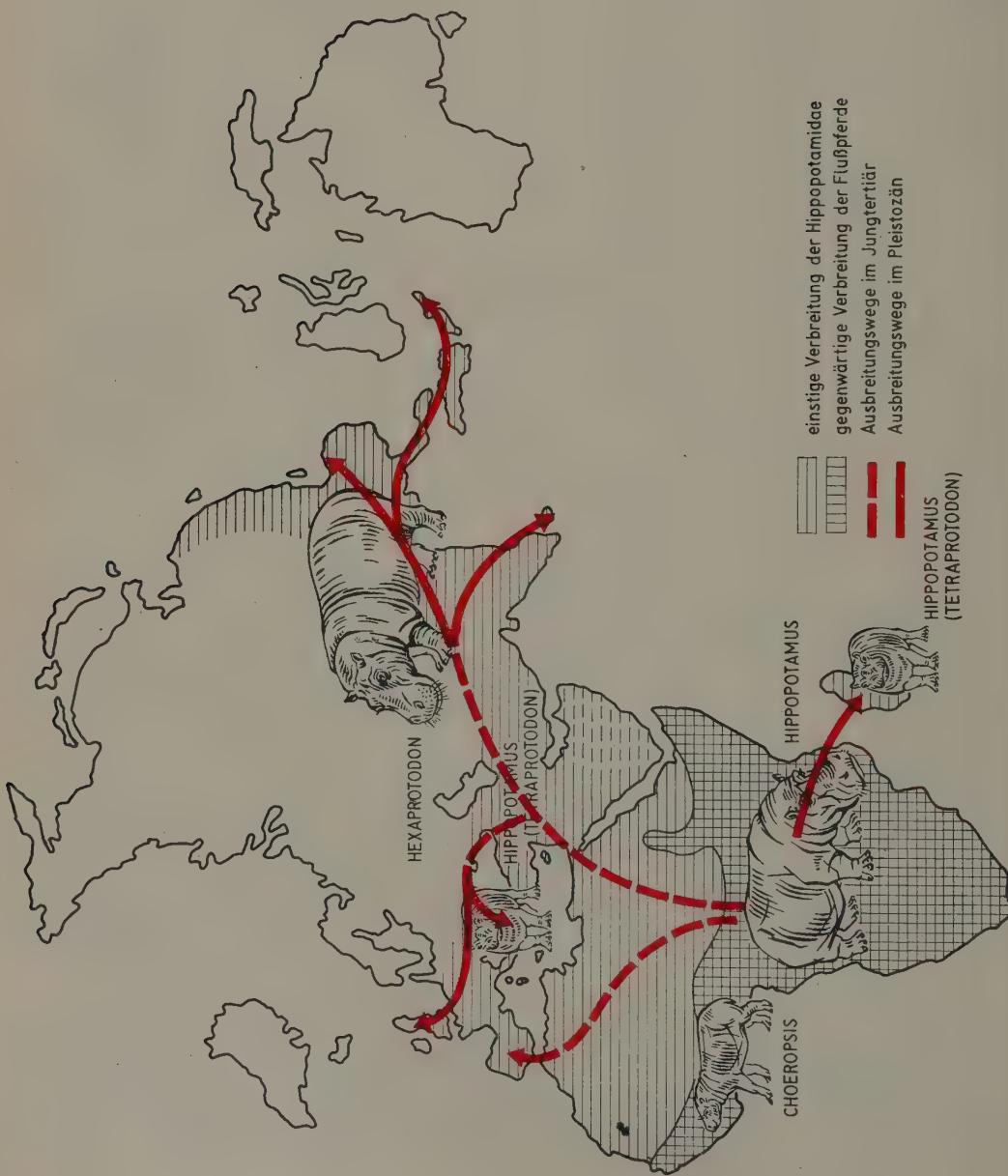


Abb. 91

aus dem Ältest- und Alt-Pleistozän Süd- und Mitteleuropas mit *Hippopotamus (Tetraprotodon) antiquus* tetraprotodonten Formen bekannt. Aus derartigen tetraprotodonten Formen haben sich im Pleistozän auf den Mittelmeerinseln (z. B. Kreta, Zypern, Sizilien) Zwergformen entwickelt. Weitere Zwergformen sind mit *Hippopotamus lemerlei* aus dem Quartär von Madagaskar und mit *H. aethiopicus* aus dem Plio-Pleistozän des Rudolfsee-Beckens bekannt. Ersteres wird vom hexaprotodonten *Hippopotamus imagunculus* aus dem Ältest-Quartär Ostafrikas abgeleitet. Die ältesten Flußpferde Afrikas stammen aus dem Pliozän (*Hippopotamus hipponensis*). *Hippopotamus (Tetraprotodon) kaisensis* aus dem Villafranchium von Kaiso gilt als Stammform von *H. amphibius*. Die Herkunft von *Choeropsis* ist nicht geklärt. Die Abspaltung muß in der Geschichte der Hippopotamiden relativ früh erfolgt sein.

Mit den „**Ancodonta**“ und den **Oreodonta** sind zwei weitere Großgruppen von Paarhufern erwähnt, die ausgestorben sind. Unter den Ancodonta kommt den Anthracotheriiden (*Anthracotherium*, *Bothriodon*, *Elomeryx*, *Brachyodus*) eine zentrale Stellung zu. Sie waren im Oligo-Miozän über weite Teile Eurasiens, Nordamerikas und Afrikas verbreitet und überlebten in Südasien mit *Merycopotamus* im Pleistozän. Es waren Bewohner feuchter und sumpfiger Standorte.

Die **Oreodonta** (*Agrioceridae* und *Merycoidodontidae*) sind eine außerordentlich arten- und formenreiche Paarhufergruppe des nordamerikanischen Tertiärs. Sie erscheinen im Jung-Eozän (*Agrioceras*, *Protoreodon*) und verschwinden im Pliozän wieder. Sie gelangten weder nach Asien noch nach Südamerika. Dem Gebiß nach echte Selenodontia, waren es anscheinend keine Wiederkäuer, da sie von diesen verdrängt wurden.

Die Verbreitungsgeschichte der Kamelartigen (Camelidae einschließlich „*Oromyecidae*“) als Angehörige der Schwielenohler (**Tylopoda**) konnte durch Fossilfunde weitgehend aufgehellt werden. Gegenwärtig sind die Cameliden als Wildformen disjunkt in Asien (*Camelus*) und Südamerika (*Lama*) verbreitet. Die ältesten Cameliden erscheinen plötzlich mit *Protylopus* und *Oromeryx* (*Oromycinae*) bzw. *Poëbrodon* im Jung-Eozän (Uintan) Nordamerikas. *Poëbrodon* bildet nach GAZIN die Stammform der späteren Cameliden (Camelinae). Dies und das Vorkommen der Xiphodontiden in Europa (s. u.) läßt einen Ursprung in Asien vermuten. Die Camelinae selbst waren im Oligo-Miozän durch mehrere Linien (*Pseudolabidini*, *Stenomylini*, *Alticamelini* und *Camelini*) artenreich vertreten. Phyletische Seitenlinien sind die Giraffenkamele (*Alticamelini* mit *Oxydactylus*, *Alticamelus*) und die Gazellenkamele (*Stenomylini* mit *Stenomylus* und *Rakomylus*). Der Hauptstamm, der auf Formen aus der Verwandtschaft von *Poëbrotherium* zurückgeführt werden kann, spaltet sich im Jung-Tertiär in die Kamele und Lamas auf (Abb. 92). Die Kamele, die von miozänen *Procamelus* abstammen, gelangten im Plio-Pleistozän über die Beringbrücke nach Eurasien, wo sie im Pleistozän bis nach Osteuropa, Nord- und Ostafrika verbreitet waren. In Nordamerika waren die Kamele damals noch mit *Camelops* und *Titanotylopus* (= „*Gigantocamelus*“) heimisch, von denen die letzteren echte Großformen waren.

---

Abb. 91. Einstige und gegenwärtige Verbreitung der Flußpferde (Hippopotamidae). Gegenwärtig auf Afrika beschränkt, waren Flußpferde im Plio-Pleistozän in weiten Teilen Europas (bis Süden England) und Asiens (bis Ceylon und Djawa) sowie auf Madagaskar heimisch. Im Neolithikum noch in Vorderasien (z. B. Palästina) und in historischer Zeit noch im Nildelta verbreitet, reicht das Verbreitungsgebiet von *Hippopotamus amphibius* gegenwärtig im Norden nur mehr bis Khartum. Als Entstehungsgebiet ist der afrikanische Kontinent anzunehmen. Insel-Zwergformen sind im Mittelmeergebiet (Zypern, Kreta, Sizilien, Malta) und auf Madagaskar unabhängig voneinander entstanden.

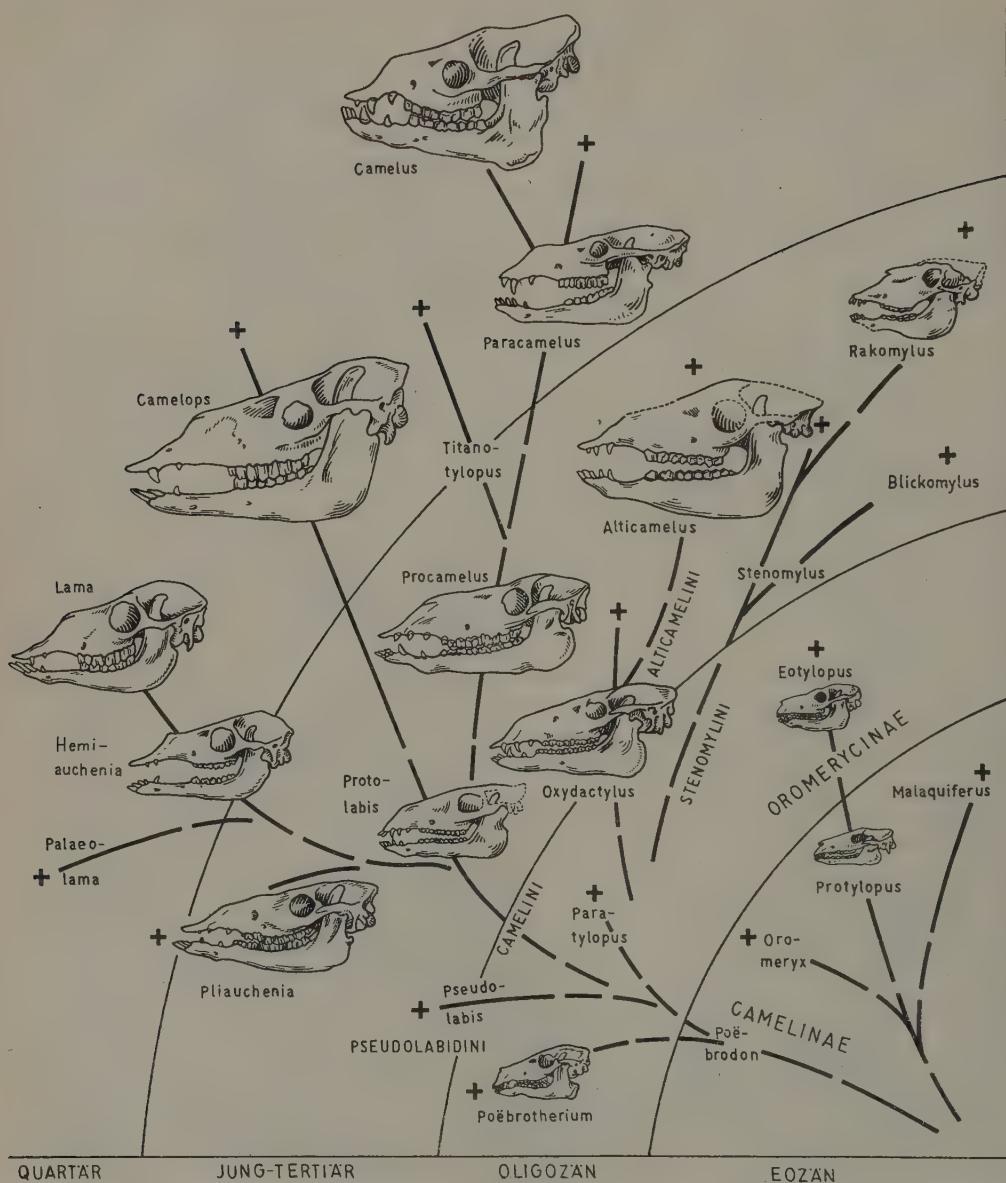


Abb. 92. Die Evolution der Kamelartigen (Camelidae). Entwicklung und Aufspaltung im Tertiär Nordamerikas. Der *Protolabis*-Formenkreis bildet die Stammgruppe der Kamele und Lamas (vgl. auch Text).

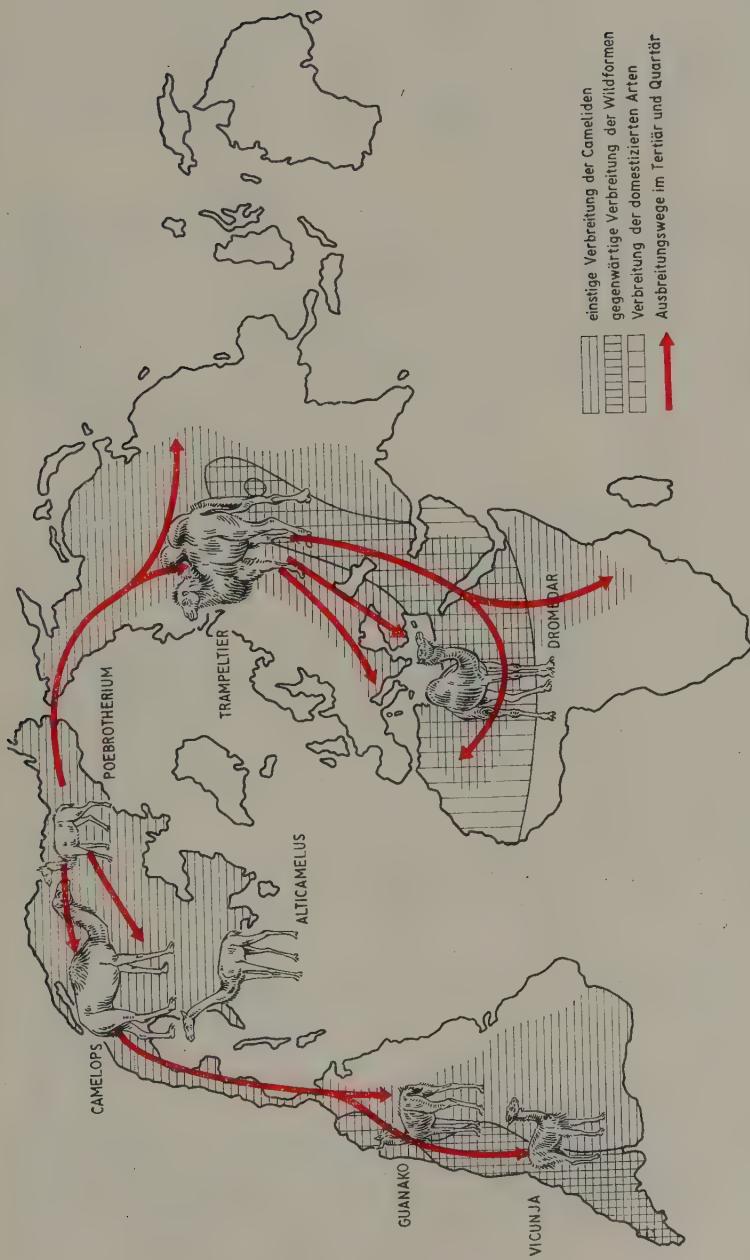


Abb. 93. Die einstige und gegenwärtige Verbreitung der Wildformen unter den Cameliden (Trampeltier und Lamas). Von der Urheimat Nordamerika gelangten sie erst im jüngsten Tertiär mit den Kamelen (*Paracamelus*) über die Beringbrücke nach Eurasien und im Pleistozän mit den Lamas (*Palaeolama*) über den Panama-Isthmus nach Südamerika. Kamelle im Pleistozän in Südosteuropa, Nord- und Ostafrika verbreitet, gegenwärtig auf ein Reliktareal in Zentralasien beschränkt. Heutiges Verbreitungsgebiet durch das Aussterben der Cameliden in Nordamerika ein typisches disjunktes Areal. Dromedar als Zuchtfarm weit verbreitet, eingeführte Bestände in Australien wieder verwildert.

Die Cameliden verschwinden in Nordamerika erst im frühen Holozän. Als Wildform ist gegenwärtig das Trampeltier (*Camelus ferus* = „*bactrianus*“) auf ein Reliktareal in Zentralasien beschränkt (Abb. 93). Das Dromedar ist eine Zuchtförm, die vom Menschen auch nach Australien eingeführt wurde und dort verwilderte.

Die Lamas, die mit *Palaeolama*, *Hemiauchenia* und *Lama* im Pleistozän im südlichen Nordamerika vorkamen, gelangten während der Eiszeit über den Panama-Isthmus nach Südamerika, wo sie als Wildformen durch das Guanako (*Lama guanicoë*) und das Vicugna (*L. vicugna*) vertreten werden. Die Stellung der Xiphodontiden (*Xiphodon*, *Dichodon*) aus dem Eo-Oligozän Europas ist lange diskutiert worden. Nach DECHASEAUX sind sie auf Grund von Spezialhomologien als Angehörige der Tylopoda (Xiphodontoidea) zu klassifizieren. Ihr plötzliches Erscheinen im Mittel-Eozän Europas macht ihren Ursprung in Asien wahrscheinlich. Sie verschwinden im Alt-Oligozän wieder.

Mit den **Pecora** ist die gegenwärtig artenreichste Paarhufergruppe genannt. Abgrenzung und Gliederung werden diskutiert, indem verschiedentlich die Tragulina (= Traguloidea) den Pecora als gleichwertige Gruppe gegenübergestellt werden bzw. die Untergliederung in drei, vier oder gar fünf Gruppen erfolgt. Über die hier vorgenommene Dreiteilung in die Traguloidea, Cervoidea und Bovoidea lässt sich zweifellos diskutieren, werden doch von einzelnen Autoren auch die Dremotherioidea und Giraffoidea als eigene, gleichwertige Einheiten klassifiziert. Die Verbreitungsgeschichte der Pecora als erdgeschichtlich jüngste Paarhufergruppe ist durch Fossilfunde zwar gut dokumentiert, doch harren noch zahlreiche Einzelprobleme einer Lösung.

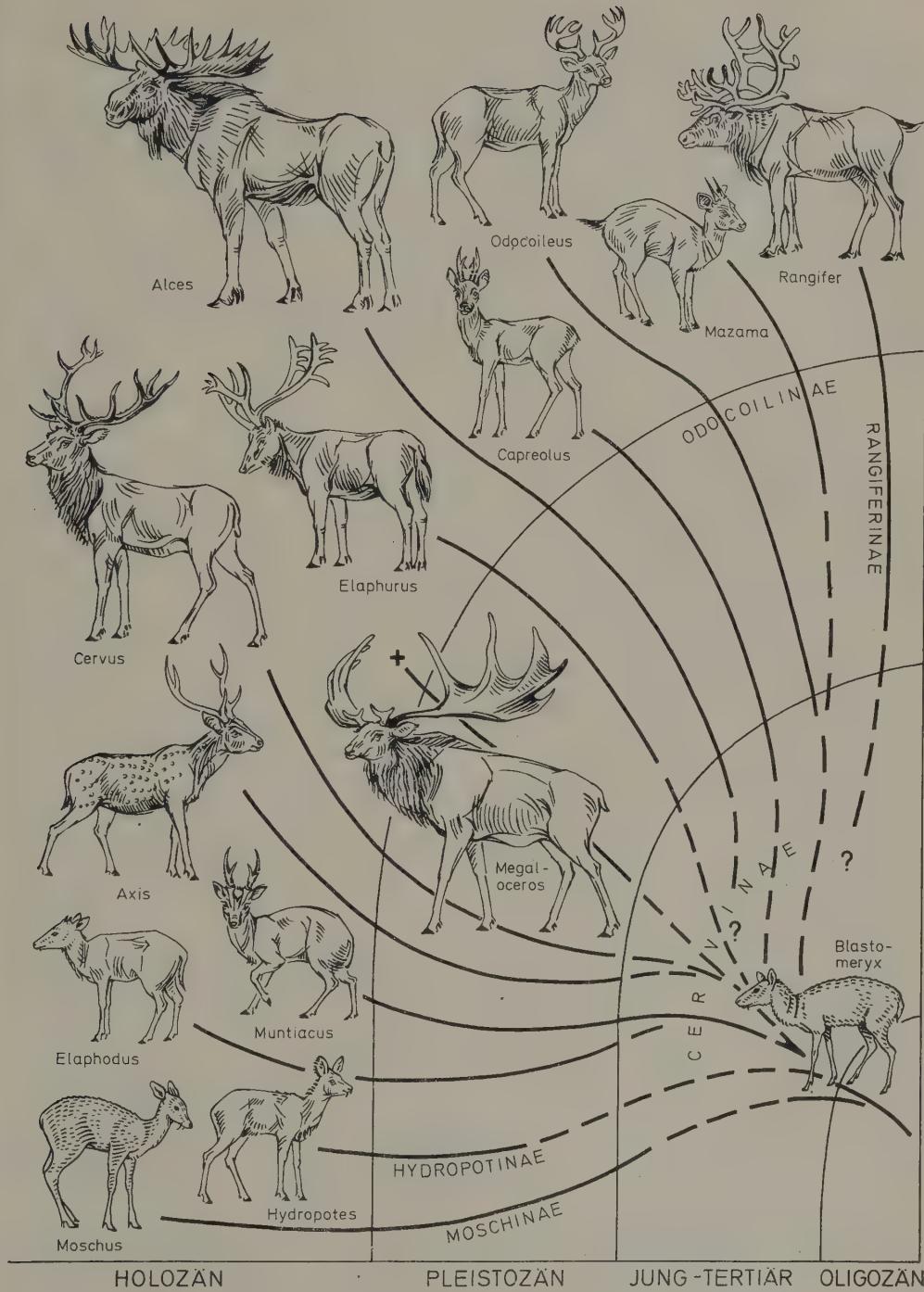
Als Stammgruppe der Pecora gelten die Hypertragulidae, die mit *Archaeomeryx* und *Leptotragulus* im Jung-Eozän Asiens bzw. Nordamerikas erscheinen. *Archaeomeryx optatus* ist ein kleiner, langschwanziger, vierzehiger Paarhufer mit einem fast vollständigen Gebiß (3 1 3 3/3 1 4 3) aus brachyodonten, primitiv selenodonten Molaren, caniniformen C sup. und P 1 inf., freiem Radius und Ulna, nicht zu Kanonenbeinen verschmolzenen Metapodien, jedoch einem Cubonaviculare im Tarsus. Diese Wurzelgruppe der Pecora (Traguloidea) ist gegenwärtig nur durch die Zwerghirsche (Tragulidae) vertreten, die heute disjunkt in West- und Zentral-Afrika (*Hyemoschus*) und Süd- und Südostasien (*Tragulus* einschließlich *Moschiola*) vorkommen. Sie waren einst über weite Teile Eurasiens und Afrikas verbreitet und erscheinen mit *Dorcatherium* im Alt-Miozän. *Dorcatherium* steht der Gattung *Hyemoschus* nahe, die im Pleistozän Afrikas erstmalig nachgewiesen ist, während *Tragulus* bereits für das Pliozän Asiens angegeben wird. Den Zwerghirschen fehlen Geweih, dafür sind die C sup. als Imponierorgane dolchförmig verlängert.

Mit den Glociden (*Gelocus*, *Prodremotherium*, *Eumeryx*) ist eine weitere Gruppe alttertiärer Traguloidea Eurasiens bekannt, aus denen sich die Boviden entwickelt haben dürften.

Die Cervoidea (im obigen Sinn) sind gegenwärtig durch die Hirsch- und Giraffenartigen vertreten. Die Hirsche (Cervidae einschließlich „Moschidae“) sind gegenwärtig über die ganze Holarktis, Orientalis und Neotropis verbreitet. In Südost-

---

Abb. 94. Die Evolution der Hirschartigen (Cervidae). Moschustier (*Moschus*) und Wasserreh (*Hydropotes*) als ursprünglichste, geweihslose Angehörige, die Muntjakhirsche (*Elaphodus* und *Muntjacus*) als primitivste, die Rentiere (*Rangifer*) als spezialisierte Vertreter der rezenten Hirsche. Zugehörigkeit von Elch (*Alces*) und Reh (*Capreolus*) zu den Echthirschen (Cervinae) wird diskutiert. Die Trughirsche (*Odocoiliinae* mit *Odocoileus* und *Mazama*) als rein neuweltliche Cerviden.



australien und auf verschiedenen Inseln (z. B. Madagaskar, Tasmanien, Neuguinea) sind sie vom Menschen eingeführt worden. Die Hirsche haben die verschiedensten Lebensräume von sumpfigen Aulandschaften bis zur Tundra besiedelt. Unter den rezenten Cerviden sind mehrere Stämme zu unterscheiden. Die asiatischen Moschustiere (*Moschinae* mit *Moschus*), die verschiedentlich als eigene Familie abgetrennt werden, gelten als primitivste lebende Formen (Abb. 94). Sie erscheinen im jüngsten Tertiär. Weitere geweihslose Primitivtypen sind die chinesischen Wasserrehe (*Hydropotinae* mit *Hydropotes*), die seit dem älteren Pleistozän nachgewiesen sind. Die Echt-hirsche (*Cervinae*) erscheinen mit Muntjakhirschen (*Muntjacini*: *Heteroprox*, *Dicroceros*, *Euprox*, *Stephanocemas*) erstmals im frühen Mittel-Miozän Eurasiens. Es sind Gabelhirsche mit verlängerten C sup., Kanonenbeinen und vollständigen seitlichen Metapodien. *Eostyloceros* und *Metacervulus* aus dem asiatischen Pliozän gelten als Vorläufer der beiden rezenten Gattungen (*Muntjacus* [= „*Cervulus*“] und *Elaphodus*), die im Pleistozän erscheinen und gegenwärtig in Süd-, Ost- und Südostasien heimisch sind.

Bei den jungmiozänen „Pliocervinen“ (*Cervocerus*, *Cervavitus*, „*Procervus*“) ist das Gablerstadium endgültig überwunden. Die Cervini erscheinen im Pliozän mit Formen, die meist mit *Rusa* und *Axis* in Verbindung gebracht werden. Im Villafranchium Eurasiens treten auch großwüchsige Hirsche mit z. T. kammförmigem Geweih (*Eucladoceros* = *Euctenoceros*, *Polycladus*) auf, die zweifellos Seitenlinien entsprechen. *Rusa*- und *Rucervus*-Arten sind ab dem älteren Pleistozän in Süd- und Ostasien wiederholt nachgewiesen. Die Edelhirsche (*Cervus* s. str.) erscheinen mit *C. acronatus* im Alt-Quartär. Von ihnen lassen sich sowohl die kronenlosen Wapitis als auch die echten Kronenhirsche mit dem Rothirsch (*Cervus elaphus elaphus*) des Jung-Pleistozäns ableiten. Mit *Cervus* gelangten die Hirsche auch nach Nordafrika.

Damhirsche (*Dama*) waren während pleistozäner Warmzeiten bis nach England (*D. clactoniana*) verbreitet. Diese Form wird von *D. dama* abgelöst, die im letzten Interglazial noch in Mittel- und Südeuropa verbreitet war. Im Würmglazial verschwinden sie aus Europa, waren jedoch in Vorderasien von Palästina bis Persien heimisch. Der mesopotamische Damhirsch (*D. dama mesopotamiae*), der noch zur Eiszeit und im frühen Postglazial in Vorderasien und im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet war, wurde erst vor wenigen Jahren in Persien (Iran) wiederentdeckt. Der gegenwärtig nur in Tiergärten gehaltene Milu oder Davidshirsch (*Elaphurus davidianus*) war noch in historischer Zeit in China weit verbreitet und hat während des Pleistozäns auch Japan besiedelt.

Eigene, ausgestorbene Linien innerhalb der *Cervinae* bilden die eiszeitlichen Steppen- und die Riesenhirsche (*Praedama* = „*Dolichodoryceros*“ und *Praemegaceros* = „*Orthogonoceros*“ sowie *Megaloceros* einschließlich *Sinomegaceros*) der Paläarktis. Es waren Bewohner der offenen Landschaft, die mit der Riesenform *Megaloceros giganteus* erst im frühen Holozän ausstarben. Die Elche (Alcini) treten mit *Praealces* (= „*Libralces*“) im Villafranchium der Alten Welt auf. *Alces* ist im Quartär der Holarktis verbreitet. *Tamanalces* und *Cervalces* sind Angehörige alt- bzw. neuweltlicher Seitenlinien. Andere neuweltliche palmate Formen (*Bretzia pseudalces*) sind keine Elche. Nach GUSTAFSON sind es Abkömmlinge der eurasiatischen Pliocervinen, die im Pliozän (Early Blancan) nach Nordamerika gelangten.

Die Herkunft der Rehe (*Capreolus*) wird diskutiert, da verschiedene pliozäne „Rehe“ („*Capreolus*“ *australis*) Angehörige der Muntjakhirsche sind bzw. *Procapreolus* aus dem Jung-Miozän kaum als Stammform in Betracht kommt. Meist werden die Rehe als Angehörige der telemetacarpalen Trughirsche klassifiziert. Die Trug- oder Amerikahirsche (*Odocoiliinae*) selbst sind mit mehreren Gattungen (*Odocoileus* einschließlich *Blastocerus* und *Hippocamelus*, *Mazama* einschließlich *Pudu*

[= „*Puduella*“]) und zahlreichen Arten über die ganze Neue Welt verbreitet. *Odocoileus* tritt erstmalig im Pliozän (Early Blancan) Nordamerikas auf und hat sich im Pleistozän bis nach Südamerika ausgebreitet. Die zahlreichen pleistozänen Gattungen (*Antifer*, *Morenelaphus* = „*Pampaeocervus*“, „*Epieuryceros*“) Südamerikas sind Angehörige der Odocoilinae; die Cervinae haben Südamerika nicht erreicht. *Mazama* und *Pudu*, die im Pleistozän erscheinen, sind auf die neotropische Region beschränkt.

Zu den evolviertesten Cerviden zählen die Rentiere (Rangiferinae). Sie sind gegenwärtig mit *Rangifer tarandus* als arktisch bis subboreale Elemente zirkumpolar verbreitet. Sie erscheinen in Mitteleuropa erstmalig im älteren Pleistozän (Mindel-Kaltzeit) als kalt-stenotherme Formen, in Nordamerika im Illinoian. Ihre stammesgeschichtliche Herkunft wird diskutiert. Bei *Rangifer tarandus* sind auch die weiblichen Individuen Geweihträger, was mit dem Sozialleben (Herdentiere) dieser Hirschart in Zusammenhang steht. Rentiere waren noch im Magdalénien, also im jüngsten Pleistozän, in Mittel- und Westeuropa häufig. Erst mit der spät- und postglazialen Wiederbewaldung ziehen sich die Rentiere nach Norden zurück.

Aus dem Jung-Tertiär der Alten und Neuen Welt sind eine Reihe weiterer cervoider Paarhufer bekannt, deren taxonomisch-phylogenetische Stellung nicht einheitlich beurteilt wird. Es sind dies die Dremotherien (*Amphitragulus*, *Dremotherium*) aus dem Oligo-Miozän und die Palaeomeryciden (einschließlich „Lagomeryciden“): *Palaeomeryx*, *Triceromeryx*, *Climacoceras*, *Lagomeryx*, *Propalaeomeryx*) aus dem Miozän der Alten Welt sowie die Blastomerycinen (*Blastomeryx*) und die Dromomeryciden (*Dromomeryx*, *Barbouromeryx*, *Cranioceras*) aus dem Jung-Tertiär der Neuen Welt. Während die Dremotherien und auch die Blastomerycinen als primitive geweihllose Cerviden angesehen werden können, sind die Palaeomeryciden und auch die Dromomeryciden nach dem Bau ihrer Schädefortsätze als giraffoide Formen zu klassifizieren. Die Palaeomeryciden waren im Miozän über weite Teile Eurasiens und Afrikas verbreitet. Die angeblichen jungtertiären Cerviden Afrikas (z. B. *Climacoceras*) sind Angehörige der Palaeomeryciden.

Die Giraffen (Giraffidae) sind gegenwärtig nur durch zwei Arten in Afrika südlich der Sahara heimisch. Während die Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) als Savannenform diskontinuierlich in der offenen Landschaft vorkommt, ist das Okapi (*Okapia johnstoni*) ein ausgesprochener Urwaldbewohner. Durch Fossilfunde konnten Ursprung und Verbreitungsgeschichte der Giraffiden weitgehend aufgeklärt werden. Als älteste Giraffiden werden allgemein *Zarafa\** und *Prolibytherium* aus altmiozänen Ablagerungen Nordafrikas angesehen (Abb. 95). *Zarafa* ist nach HAMILTON die Stammform der Palaeotraginae, die mit *Palaeotragus* und *Giraffokeryx* erstmals im Mittel-Miozän auftreten. Die Palaeotraginen sind savannenbewohnende Kurzhalsgiraffen, die im Jung-Miozän in Afrika und in Eurasien von Westeuropa bis Ostasien verbreitet waren. Das Okapi kann als letzter Überlebender der Palaeotraginen angesehen werden. Es ist zweifellos ein sekundärer Urwaldbewohner. Die Langhalsgiraffen (Giraffinae) erscheinen im Jung-Miozän (*Honanotherium*, *Decennatherium*, *Giraffa*). Auch sie waren damals in Afrika und Eurasien weit verbreitet. Im Pleistozän waren Giraffen außer den Urwaldgebieten noch in ganz Afrika heimisch. Erst mit der stärkeren postglazialen Austrocknung verschwanden die Giraffen aus Nordafrika. Einen eigenen Stamm bilden die Rindergiraffen (Sivatheriinae). Es waren Kurzhalsgiraffen mit rinderähnlichen Extremitäten. Ihr Gehörn reichte von kegelstumpfartigen Schädelfortsätzen bis zu geweiähnlich und flächig verbreiterten Gebilden. Mit *Helladotherium* und *Birgerbohlinia* im Jung-Miozän erscheinen sie in Eurasien zugleich mit den Giraffinen. Im Plio-Pleistozän waren sie mit *Sivatherium* (einschließlich *Libytherium* = „*Griquatherium*“ = „*Orangiotherium*“) in Afrika und Südasien heimisch. Sie verschwinden im Pleistozän. Ein angebliches Überleben bis in historische Zeit beruht

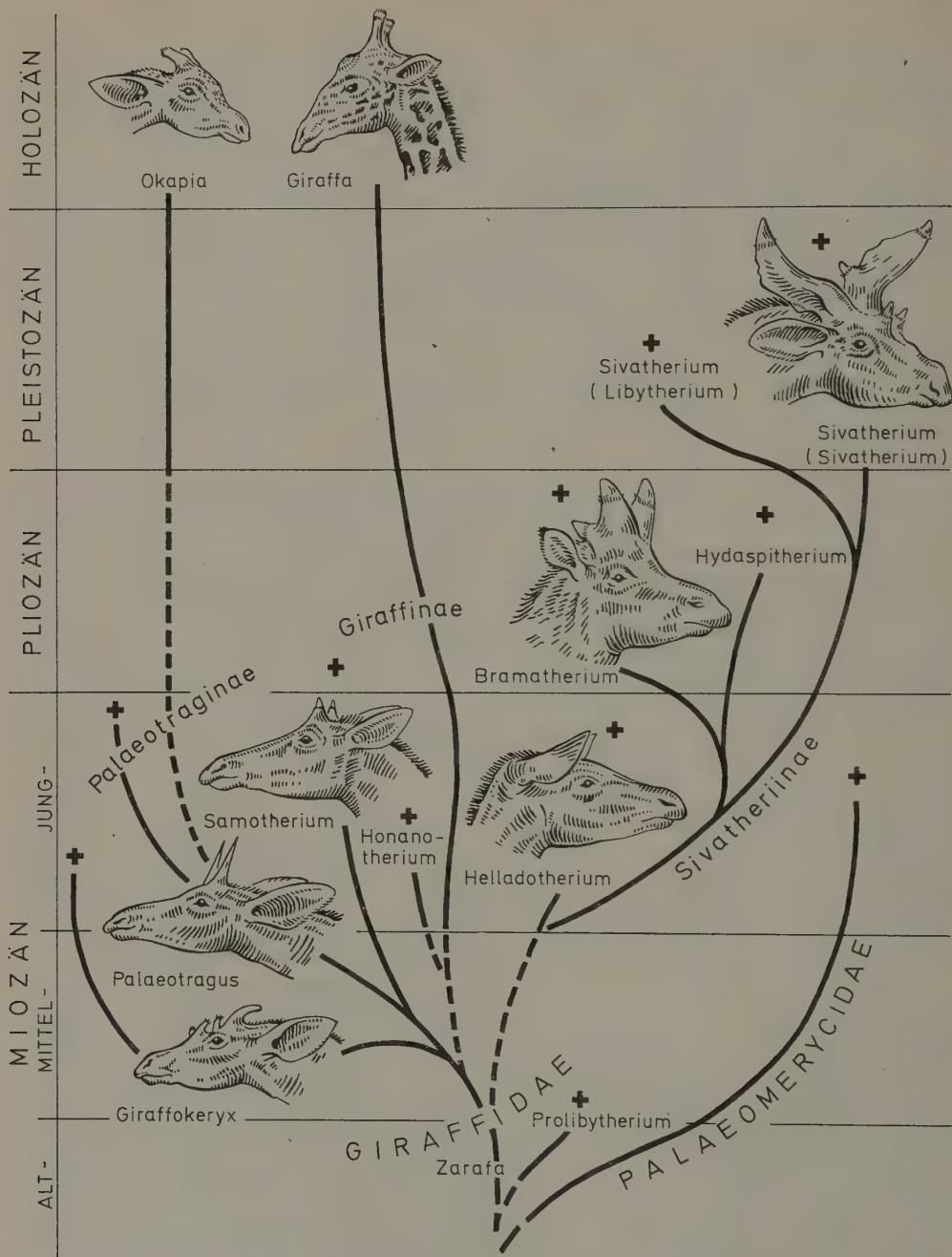


Abb. 95. Die Evolution der Giraffenartigen (Giraffidae und Palaeomerycidae). Okapi (*Okapia*) und Giraffe (*Giraffa*) als einzige Überlebende einer im Jung-Tertiär formenreich entwickelten und über ganz Afrika und weite Teile Eurasiens verbreiteten Säugetiergruppe. Palaeomerycidae, Palaeotraginae (einschließlich „Okapiinae“) und Sivatheriinae als Kurzhalsgiraffen. Beachte unterschiedliche Ausbildung der knöchernen Schädefortsätze (*Zarafa* = *Canthumeryx*).

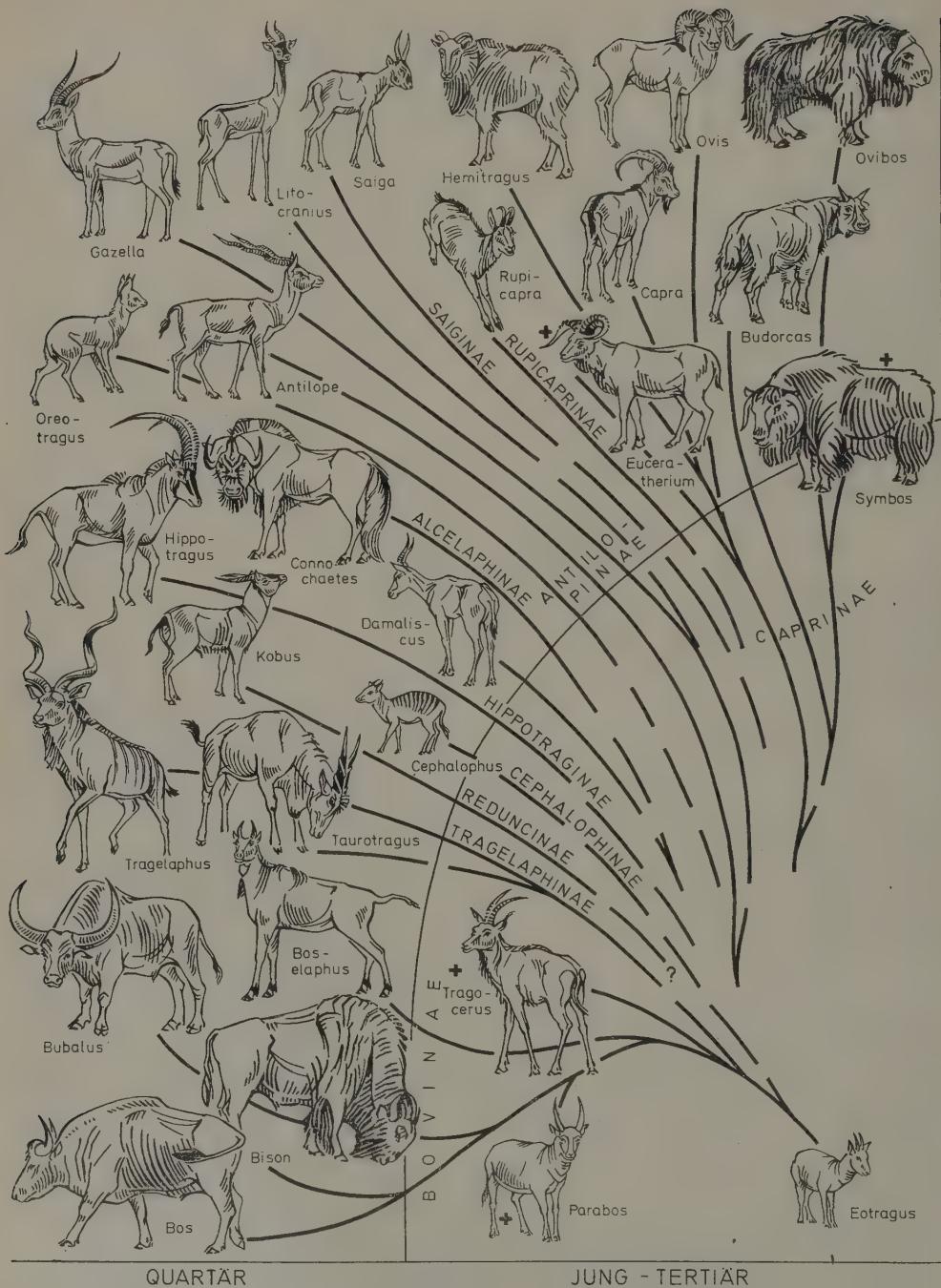
auf Fehldeutungen von Plastiken und Felszeichnungen aus dieser Zeit. Die Giraffiden haben als wärmeliebende Elemente die Neue Welt nie erreicht.

Für die von SIMPSON als Bovoidea zusammengefaßten Paarhufer ist ein monophyletischer Ursprung nicht gesichert. Sie sind gegenwärtig durch die Gabelböcke (Antilocapridae) und die Hornträger (Bovidae) vertreten. Bei den Gabelböcken wird im Gegensatz zu den Hornträgern die übrigens gegabelte Hornscheide periodisch gewechselt. Der heutige Gabebock (*Antilocapra americana* des westlichen Nordamerika) ist der letzte Überlebende der im Jung-Tertiär arten- und formenreich in Nord- und Mittelamerika verbreiteten Antilocapriden. Diese Paarhufer erscheinen mit den Merycodontinen (*Merycodus*) im Mittel-Miozän Nordamerikas. Sie waren im Miopliozän weit verbreitet und werden noch im Jung-Tertiär von den Antilocapriden (z. B. *Ilingoceras*, *Sphenophalos*, *Proantilocapra*, *Hexobelomeryx*) abgelöst. Noch im Pleistozän waren die Gabelböcke mit mehreren Gattungen (*Capromeryx*, *Tetrameryx*, *Antilocapra*) in Nordamerika heimisch. *Antilocapra* erscheint erstmals im Pleistozän. Die Stirnfortsätze der fossilen Formen waren recht formenreich ausgebildet. Die Antilocapriden vertreten die echten Antilopen in der Neuen Welt.

Die Hornträger (Bovidae) sind heute mit über 40 Gattungen und mehr als 100 Arten die arten- und formenreichste Paarhufergruppe. Über die stammesgeschichtliche Einheit besteht auf Grund verschiedener Schlüsselmerkmale (z. B. knöcherne, unggabelte Stirnfortsätze mit Hornscheiden, Furchentyp des Gehirns) kein Zweifel. Die Boviden sind gegenwärtig über weite Teile Eurasiens und Nordamerikas sowie über ganz Afrika (ohne Madagaskar) verbreitet. Die australische Region und Südamerika haben sie als Wildformen nie erreicht. In Australien und Neuseeland wurden Boviden (z. B. Schafe) vom Menschen eingeführt. Die taxonomische Gliederung dieser erdgeschichtlich jungen Paarhufergruppe erfolgt nicht einheitlich, erschweren doch zahlreiche Parallelerscheinungen die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen. Dementsprechend sind auch verschiedene tiergeographische Probleme noch offen. Dazu kommt, daß die Fossilformen meist an Hand der zweifellos sehr formenreich entwickelten Schädefortsätze bewertet werden, die als Imponierorgan zu Parallelbildungen neigen. Die Boviden werden meist von primitiven Gelociden des Oligozäns abgeleitet. Als erdgeschichtlich älteste Hornträger gelten die Eotraginen, die mit *Eotragus* im Alt-Miozän Europas erscheinen. Aus Eotraginen haben sich nicht nur die Tragocerini, die Boselaphini und die übrigen Bovinae entwickelt, sondern vermutlich auch die übrigen Boviden. Deren systematische Gliederung erfolgt, wie bereits erwähnt, keineswegs einheitlich. Unterschiedliche Bewertung taxonomischer Einheiten und ihre abweichende Abgrenzung sind die Hauptursachen dafür. Im folgenden sind insgesamt zehn Unterfamilien (Cephalophinae, Bovinae, Tragelaphinae, Hippotraginae, Reduncinae, Alcelaphinae, Antilocaprinae einschließlich „Gazellinae“, Caprinae, Saiginae und Rupicaprinae) unterschieden, wobei man über die Abtrennung der Tragelaphinae von den Bovinae sowie der Reduncinae und Alcelaphinae von den Hippotraginae verschiedener Meinung sein kann (Abb. 96). Fossilformen geben auch hier wichtige Hinweise auf die einstige Verbreitungsgeschichte.

Als ursprünglichste Boviden gelten vielfach die afrikanischen Duckerantilopen (Cephalophinae). Ihre Trennung von den übrigen Boviden muß früh erfolgt sein, auch wenn *Cephalophus* selbst erst aus dem Pleistozän Afrikas nachgewiesen ist.

Innerhalb der Bovinae sind außer den Tragocerini (*Tragocerus*, *Protragocerus*, *Miotragocerus*) und Udabnocerini (*Udabnocerus*) im Jung-Tertiär die Nilgauantilopen (Boselaphini mit *Boselaphus* und *Tetracerus*) und die Wildrinder (Bovini mit zahlreichen [Unter-] Gattungen) im Plio-Pleistozän zu unterscheiden. Die gegenwärtig in Südasien heimischen Boselaphini waren im Jung-Tertiär nicht nur in Südasien, sondern



auch in Südafrika (*Mesembriportax*) und noch im Pleistozän (*Proboselaphus*, *Duboisia*) auch in Indonesien verbreitet.

Die Wildrinder, unter denen mehrere Linien zu trennen sind, erscheinen mit primitiven Formen (*Parabos*) im Pliozän (Abb. 97). Die Wasserbüffel (*Bubalus* einschließlich *Anoa*), die gegenwärtig, allerdings in domestizierter Form, von Südosteuropa und Ägypten bis zu den Philippinen vorkommen, waren mit *Proamphibos* und *Hemibos* im ältesten Pleistozän, mit *Bubalus* seit dem Alt-Quartär im südlichen Asien verbreitet. Zu pleistozänen Warmzeiten kamen Wasserbüffel (z. B. *Bubalus murrensis*) auch in Mitteleuropa vor. Wilde Wasserbüffel lebten noch in historischer Zeit in Nordafrika und Mesopotamien. Hörner von in Südosteuropa heimischen Wasserbüffeln sind im 16. und 18. Jahrhundert bis nach Mitteleuropa bzw. in den Nordseeraum importiert worden. Die heutigen Arten, der Gembüffel von Sulawesi (= Celebes) (*B. [Anoa] depressicornis*), der Tamarao der Philippinen (*B. arnee mindorensis*) und der Wasserbüffel des südostasiatischen Festlandes (*B. arnee arnee*), bilden eine morphologische Reihe.

Die afrikanischen Büffel (*Syncerus caffer*) gehören einer eigenen, bereits im Pliozän von den Wasserbüffeln getrennten Linie an. *Simatherium* (*Villafranchium*), *Pelorovis* (= „*Bularchus*“; Alt-Quartär) und *Homoioceras* (Jung-Pleistozän) sind Angehörige von Seitenlinien. *Syncerus* selbst erscheint in Afrika erstmals im älteren Quartär und war noch im Jung-Pleistozän in ganz Afrika heimisch (Abb. 98).

Die „echten“ Wildrinder wiederum waren im südlichen Eurasien verbreitet. Aus Formen aus der Verwandtschaft von *Proleptobos* (Pliozän) läßt sich nicht nur die *Leptobos*-Gruppe (*Villafranchium*) samt *Epileptobos*, sondern auch die *Bison*- und *Bos*-Gruppe ableiten. Erstere waren mit *Probison* und kurzhörnigen *Bison*-Arten bereits im *Villafranchium* Asiens (*B. sivalensis*, *B. [Eobison] palaeosinensis*) und Südeuropas (*B. [E.] tamanensis*) nachgewiesen. Sie dokumentieren den asiatischen Ursprung der Bisonten. Im Pleistozän waren kurz- (*B. schoetensacki*) und langhörnige Formen in Eurasien (*B. priscus*) und Nordamerika (*B. latifrons*, *B. crassicornis*) verbreitet. Über die Geschichte der Bisonten in der Holarktis bestehen Meinungsverschiedenheiten, sowohl was die Herkunft des heutigen nordamerikanischen Bisons (*Bison bison*) als auch die Wanderungen im Pleistozän betrifft. In Nordamerika, wo sie mit dem Illinoian erscheinen, haben die Bisonten eine größere Formenfülle entwickelt als in Eurasien. Mit GEIST ist jedenfalls anzunehmen, daß *B. bison* nicht von den großhörnigen Formen, wie *B. crassicornis* und *B. allenii*, abstammt, sondern sich aus einer *B. bonasus* ähnlichen Waldform, nämlich *B. occidentalis*, entwickelte, die sich in jüngster Zeit in *B. b. bison* und *B. b. athabascae* aufspaltete. Diese Evolution steht in engstem Zusammenhang mit der einstigen Vegetationsentwicklung.

Die fortschrittlichsten Wildrinder werden zur Gattung *Bos* gestellt. Sie sind gegenwärtig durch Gaur und Banteng (Subgenus *Bibos*), durch den als Wildform allerdings umstrittenen Kouprey (Subgenus *Novibos*) und den Yak (Subgenus *Bos* = „*Poëphagus*“) in Süd-, Südost- und Zentralasien vertreten. Diese Wildrinder erscheinen mit *Bos planifrons* im ältesten Quartär (Pinjor) Südasiens. Sie waren im mittleren und jüngeren Quartär in Süd- und Mittelasien sowie in Europa weit verbreitet. Der Ur (*Bos primigenius* = *B. namadicus*) als Stammform der Hausrinder erscheint im mittleren Pleistozän in Eurasien. Auch in der letzten Warmzeit vorübergehend in

Abb. 96. Die Evolution der Hornträger (Bovidae). Entfaltung der gesamten Formenfülle erst im Jung-Tertiär und Quartär. Abgrenzung und Bewertung der einzelnen Untergruppen erfolgt nicht einheitlich. Antilopinae als heterogene Unterfamilie, Wildrinder (Bovini) und Caprinae als „modernste“ und erdgeschichtlich jüngste Boviden. Sie erreichten im Quartär auch die Neue Welt.

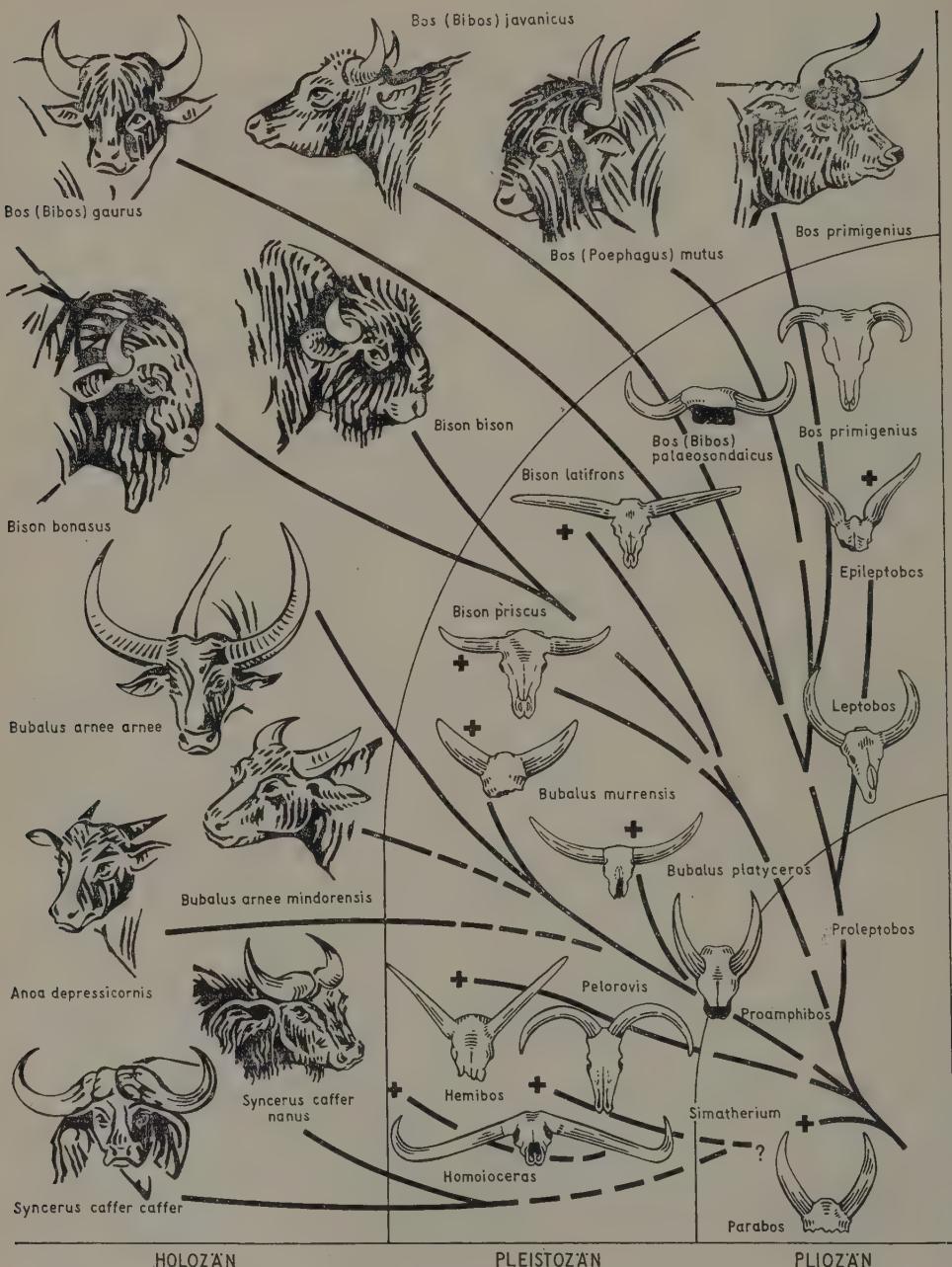


Abb. 97. Die Evolution der Wildrinder (Bovini). Radiation im späten Jung-Tertiär beginnend. Die afrikanischen Büffel (*Syncerus* usw.) bilden einen eigenen Stamm. Der Gemsbüffel von Sulawesi (= Celebes) (*Bubalus [Anoa] depressicornis*) als ursprünglichste, der Ur (*Bos primigenius*) als abgeleitetste Art.

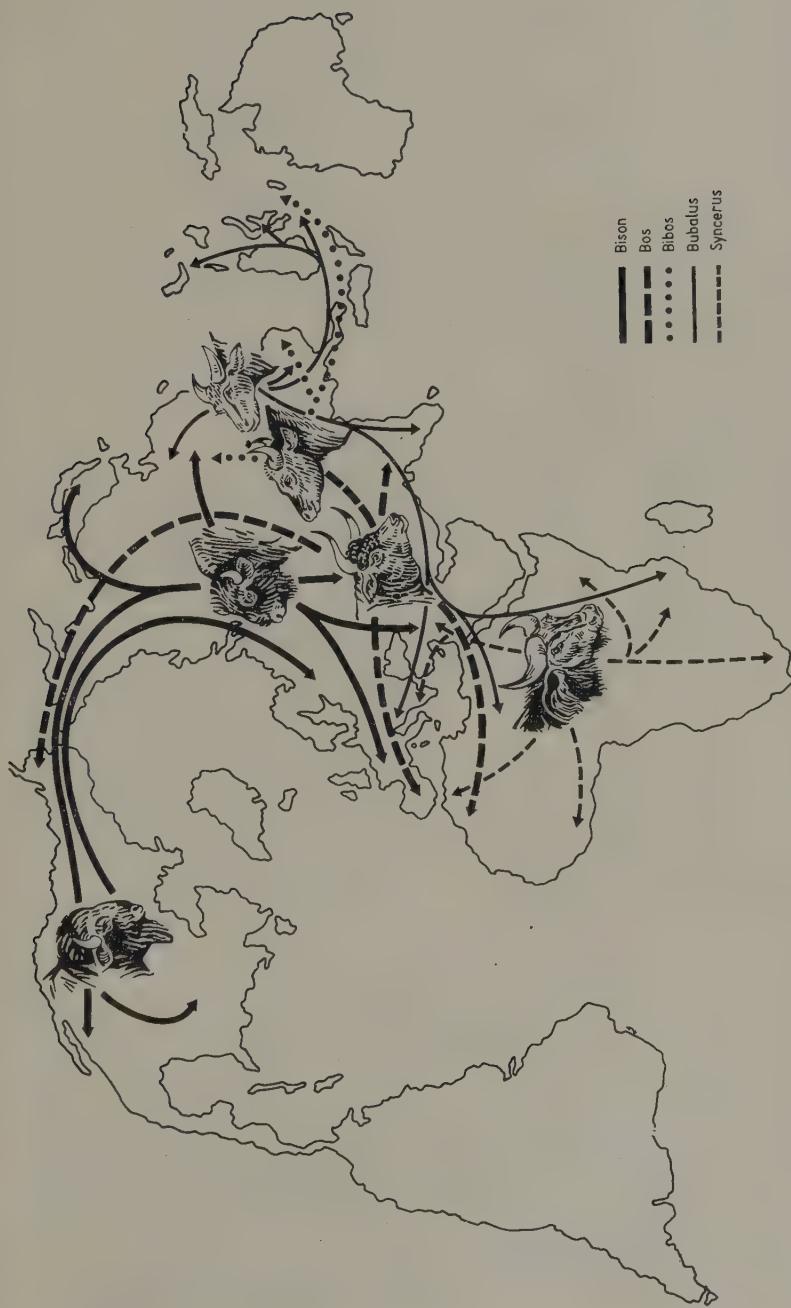


Abb. 98. Die Verbreitung der rezenten Wildrindgattungen. Vermutliche Radiationszentren und Wege der Ausbreitung (Schema). *Bison* und *Bos* einst holarktisch verbreitet (*Bos* im Jung-Pleistozän in Alaska). *Syncerus*-Gruppe auf Afrika und (?) Südeuropa beschränkt. Was-serbüffel (*Bubalus*) einst auch in fast ganz Europa und Teilen Afrikas heimisch. Gattung *Bison* in Eurasien entstanden und im mehreren Wellen nach Nordamerika gelangt.

Mitteleuropa heimisch, tritt der Ur im Postglazial wieder auf. Er wurde im 17. bzw. 18. Jahrhundert ausgerottet. *Bos primigenius* war im Jung-Pleistozän auch in Nordafrika verbreitet. Der Yak (*Bos mutus*) als „nördliche“ Art des Subgenus *Bos* war während des Pleistozäns nicht nur in Ostsibirien (*B. m. bajkalensis*), sondern im Jung-Pleistozän auch in Alaska (*B. m. bennelli*) heimisch. Pleistozäne Funde der *Bibos*-Gruppe (*B. palaeosondaicus*) dokumentieren das einst weitere Verbreitungsgebiet (China) auch dieser Wildrinder. Mit *Ugandax* waren primitive Bovini nach COOKE & CORYNDON auch im frühen Pleistozän Afrikas verbreitet.

Die Waldböcke (Tragelaphinae) bilden eine einheitliche Gruppe von Antilopen, die mit den Wildrindern auf eine Wurzelgruppe zurückzuführen sind. Sie sind gegenwärtig mit den Kudus, Buschböcken, Nyala, Bongo und Sumpfantilopen (*Tragelaphus* [= „*Strepsiceros*“]) einschließlich *Boocerus* und *Limnotragus*) und den Elenantilopen (*Taurotragus*) in Afrika weit verbreitet. Da verschiedene, ursprünglich als Tragelaphinen klassifizierte Formen aus dem Jung-Miozän Eurasiens (z. B. *Palaeoreas*, *Prostrep siceros*) nach GENTRY Angehörige der Antilopinae sind und einzelne asiatische Gattungen (*Sivoreas*, *Sinoreas*) Einwanderer sein dürften, erscheint der afrikanische Ursprung dieser Gruppe gesichert. Für die rezenten Formen ist zweifellos eine adaptive Radiation in Afrika anzunehmen. In Afrika sind Tragelaphinae nach GENTRY seit dem Plio-Pleistozän nachgewiesen.

Für die Pferdeantilopen (Hippotraginae) gilt ähnliches, seit verschiedene Genera (z. B. *Palaeoryx*, *Protoryx*, *Pachytragus*) aus dem Jung-Tertiär Eurasiens als Angehörige primitiver Caprinae klassifiziert wurden. Die Hippotraginae sind gegenwärtig mit den Pferde- (*Hippotragus*), Säbel- (*Oryx*) und Mendesantilopen (*Addax*) in Afrika und Vorderasien (Arabien, Palästina, Irak und Syrien) heimisch. Es sind Savannen-, Steppen- und Wüstenantilopen, die noch im Pleistozän auch in Südasien verbreitet waren. Verschiedene Gattungen, wie *Sinotragus* und *Tragoreas* aus dem Jung-Miozän Eurasiens, werden gleichfalls als Hippotraginen klassifiziert, was auch für *Menelikia* und „*Hippotragoides*“ (= *Hippotragus*) aus dem Pleistozän Afrikas zutrifft. Über die Beziehungen der Wasser- und Riedböcke (Reduncinae) sowie der Kuhantilopen (Alcelaphinae) zu den Hippotraginae läßt sich diskutieren. Sie bilden jeweils untereinander näher verwandte Einheiten. Die Reduncinae waren mit *Cambayella* im Pliozän, mit *Vishnucobus*, *Sivadenota* und *Sivacobus* im ältesten Quartär Südasiens heimisch. Sie stehen *Kobus* nahe, so daß ein asiatischer Ursprung dieser Boviden nicht auszuschließen ist. Gegenwärtig sind die Reduncinae mit den Wasserböcken (*Kobus* einschließlich *Adenota*) und den Riedböcken (*Redunca*) auf Afrika südlich der Sahara beschränkt. Die Stellung der Schwarzfersenantilope (*Aepyceros melampus*) wird diskutiert, nach OBOUSSIER steht sie den Reduncinae näher als anderen Antilopen.

Die Kuhantilopen (Alcelaphinae) sind gegenwärtig durch die Leier- (*Damaliscus*) und Kuhantilopen oder Hartebeests (*Alcelaphus* = „*Bubalis*“) sowie die Gnus (*Connochaetes* einschließlich *Gorgon*) in Afrika südlich der Sahara heimisch. Noch in historischer Zeit waren sie mit den Kuhantilopen in Nordafrika und Vorderasien verbreitet. Sie erscheinen mit *Damalarus* im Jung-Miozän Nordafrikas. Aus dem Pleistozän Afrikas sind manche, teils etwas aberrante Alcelaphinen bekannt geworden (z. B. *Praedamalis*, *Pultiphagonides*, *Peloroceras*, *Parmularius*, *Megalotragus*, *Lunatoceras*), welche ihre einstige Formenfülle auf dem afrikanischen Kontinent belegen. Die Zugehörigkeit von *Prodamaliscus* und *Damalops* aus dem Känozoikum Eurasiens zu den Kuhantilopen ist fraglich, *Probubalis* aus dem Pleistozän Transbaikaliens ist ein Angehöriger der Caprinae (Euceratheriini).

Die Antilopinae bilden gegenwärtig die artenreichste Gruppe unter den Boviden. Sie umfassen die Hirschziegenantilopen (Antilopini), die Gazellen (Gazellini) und die

Böckchen (Neotragini), wobei allerdings die Zugehörigkeit der Böckchen und ihre Untergliederung zur Diskussion steht. Die Hirschziegenantilope (*Antelope cervicapra*) Vorderindiens ist die einzige Überlebende einer im Jung-Tertiär Eurasiens weit verbreiteten Antilopengruppe. Mit *Protragelaphus*, *Helicotherium*, *Prostrepoceros* und *Antilospira* sind jung-miozäne, mit *Gazellospira* und *Spirocerus* plio-pleistozäne Antilopini aus Eurasien genannt. *Spirocerus* aus dem Pleistozän Transbaikaliens wird als plumpbeiniger Stamm der Hirschziegenantilopen angesehen.

Die eigentlichen Gazellen (Gazellini) bilden, wenn man von *Procapra* absieht, eine einheitliche Gruppe, aus der nur die Lama- (*Ammodorus clarkei*) und die Giraffen-gazelle (*Litocranius walleri*) durch ihre Sonderanpassungen herausfallen. Der gegenwärtige Schwerpunkt der Verbreitung der Gazellen liegt in Afrika, nur die Kropf-gazelle (*Gazella [Trachelocele] subgutturosa*) ist ausschließlich auf Asien beschränkt. Die Gazellen erscheinen mit *Gazella* im Jung-Miozän Eurasiens und Nordafrikas. Innerhalb der rezenten Gazellen sind mehrere Linien zu unterscheiden (*Procapra* und *Gazella* mit *Gazella*, *Nanger* und *Trachelocele* als Untergattungen). Die asiatische *Procapra*-Gruppe, die mit *P. gutturosa* und *P. picticaudata* rezente Kaltsteppenformen hervorgebracht hat, läßt sich nach DIMITRIEVA von der pliozänen *Gazella paragutturosa* Asiens ableiten. Die asiatische Kropfgazelle (*G. [Tr.] subgutturosa*) vermittelt morphologisch zwischen den paläarktischen und den afrikanischen Gazellen. Die zu *Nanger* zusammengefaßten Gazellen Ostafrikas (*G. granti*, *G. soemmeringi* und *G. dama*) wiederum leiten zum südafrikanischen Springbock (*Antidorcas marsupialis*) über, der im Pleistozän auch in Ostafrika heimisch war. *Phenacotragus* aus dem ältesten Pleistozän Afrikas steht *Antidorcas* nahe. Gazellen waren noch im Jung-Pleistozän und im frühen Holozän in Nordafrika und im Nahen Osten so häufig, daß sie dort vor der Domestikation von Schaf und Ziege als Hauptfleischquellen dienten.

Die hier als Böckchen (Neotragini) zusammengefaßten afrikanischen Boviden sind eine heterogene Gruppe. Die erdgeschichtlich ältesten Reste stammen aus dem Villa-franchium (*Praemadoqua*), doch ist ihr Ursprung zweifellos viel früher erfolgt. Neotraginen sind bisher nur aus Afrika bekannt geworden. Pleistozäne Fossilreste gehören rezenten Gattungen an.

Eine der formenreichsten Paarhufergruppen sind die Caprinae (i. w. S.), zu denen verschiedentlich auch die Saiga- und Tschiru-Antilopen (Saiginae) sowie die Gemsen-artigen (Rupicaprinae) gezählt werden. Es sind dies die Rindergemsen (Budorcatini), Moschusochsen (Ovibovini) und die Ziegen und Schafe (Caprini) (Abb. 99). Die systematische Stellung und die verwandtschaftlichen Beziehungen einzelner Formen werden auch gegenwärtig noch diskutiert. Die Caprinae erscheinen mit *Oioceros* und *Hypsodontus* im Mittel-Miozän Eurasiens, mit *Benicerus* etwas später auch in Nordafrika, weshalb meist ein asiatischer Ursprung angenommen wird. Unter den rezenten Caprinen (i. w. S.) zählen die Gemsenartigen (Rupicaprinae) zu den ursprünglichsten Formen. Sie sind gegenwärtig durch die Gemsen (*Rupicapra*), Schneeziegen (*Oreamnos*), Goral (*Naemorhedus*) und Serau (*Capricornis*) disjunkt auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet. Aus dem Pleistozän Europas und Nordafrikas sind verschiedene Gattungen (z. B. *Procampoceras*, *Gallogoral*, *Numidocapra*, *Rabaticeras*, *Myotragus Rupicapra*) bekannt geworden, welche u. a. die einst weite Verbreitung der Gemsen (*Rupicapra*) in Mitteleuropa (z. B. Harz) dokumentieren. Heute sind die Gemsen als Gebirgsbewohner disjunkt von den Gebirgsstöcken der Pyrenäen im Westen über die Alpen, Karpaten und den Balkan bis zum Kaukasus und Kleinasiens im Osten verbreitet. Ähnliches gilt für die Schneeziegen (*Oreamnos*), die erstmals im Mittel-Pleistozän (Irvingtonian) der USA weit entfernt von Gebirgen nachgewiesen sind. Mit *Myotragus* haben die Rupicaprinen eine hochspezialisierte, kurzbeinige Inselform

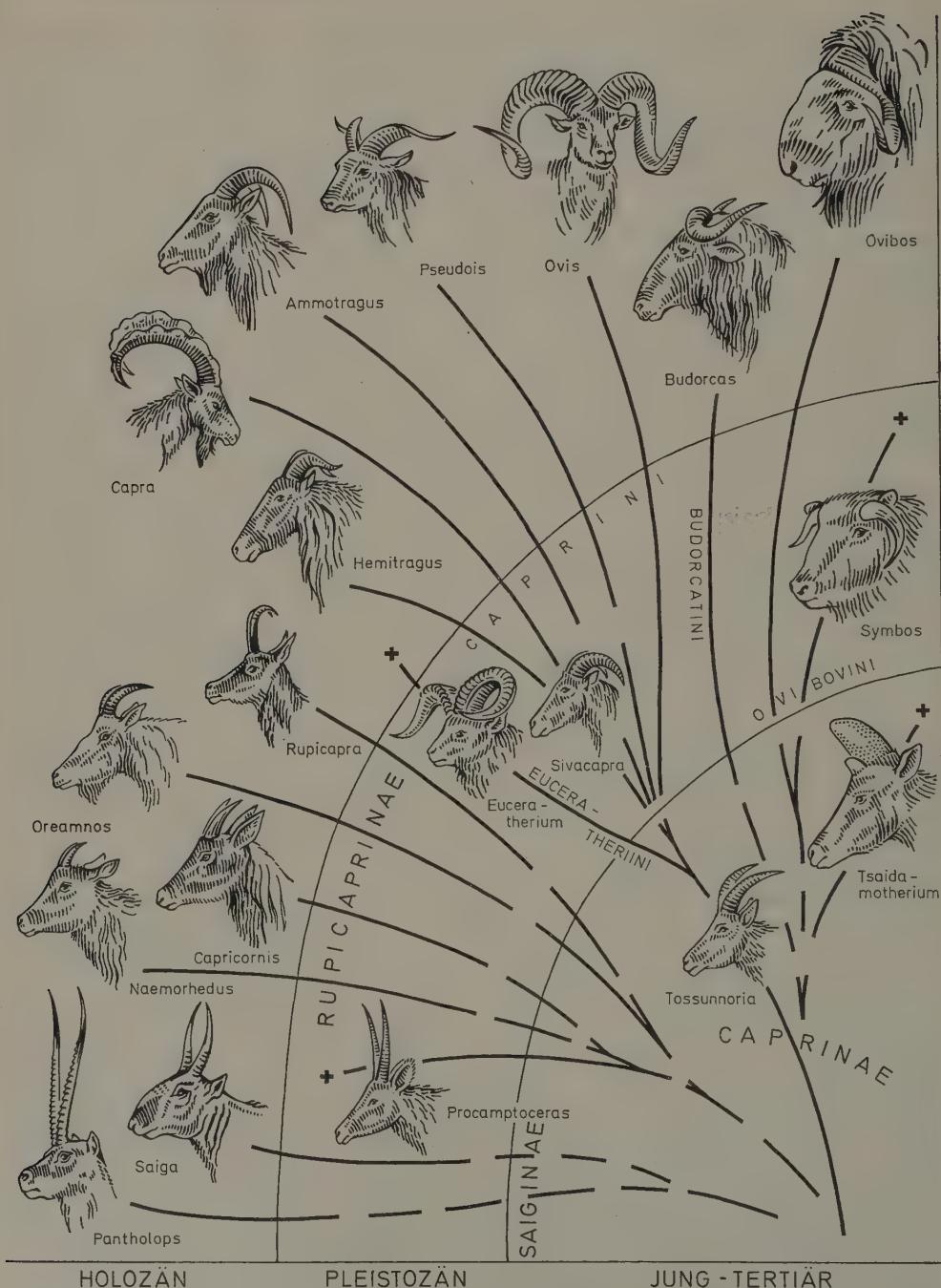


Abb. 99. Die Evolution der „Caprinae“ (Saiginae, Rupicaprinae und Caprinae). Tschiru- (*Pantholops*) und Saiga-Antilope (*Saiga*) und Gemsenartige (Rupicaprinae) als eigene Gruppen. Innerhalb der Caprinae Stellung vom Takin (*Budorcas*) nicht geklärt. Ziegen und Schafe als Ergebnis einer pleistozänen Radiation.

als (?) Höhlenbewohner hervorgebracht. *Naemorhedus* wird auch aus dem Pleistozän Sardiniens angegeben.

Die Saiga-Antilopen (*Saiga*) und Tschirus (*Pantholops*) vermitteln morphologisch zwischen Gazellen und den übrigen Caprinen. Sie sind Steppen- und Halbwüstenbewohner des unteren Wolgabietes bis Kasachstan und bis zur Mongolei (*Saiga tatarica*) und der Tibetischen Hochebene (*Pantholops hodgsoni*). Sie erscheinen mit *Saiga* im Mittel-Pleistozän von Transkaukasien und waren im Jung-Pleistozän mit *S. tatarica* vorübergehend auch in Westeuropa, mit *S. „ricei“ (= borealis)* sogar in Alaska bzw. NW-Kanada heimisch. Alaska war damals Teil der sibirischen Faunenprovinz. Die Tschirus gehören einer eigenen Linie an. Fossilfunde sind gleichfalls nur aus dem Pleistozän nachgewiesen.

Eine isolierte Stellung innerhalb der Caprinae nimmt sowohl der Takin als auch der Moschusochse ein. Die Rindergemse oder Takin (*Budorcas taxicolor*) ist ein vom Osthimalaya bis Mittelchina verbreiteter Gebirgsbewohner, der wegen seiner Merkmalskombination einerseits mit den Gemsenartigen, andererseits mit den Moschusochsen in Beziehung gebracht wird. Zweifellos ist ein längerer phyletischer Eigenweg zusammen mit den fossilen Gattungen *Lyrucerus* und *Boopsis* aus dem Plio-Pleistozän anzunehmen. Abgesehen von der einst weiteren Verbreitung sprechen sie für eine gemeinsame Wurzelgruppe mit den Moschusochsen. Eine eigene, nur fossil bekannte Gruppe bilden die Euceratheriini (*Euceratherium*, *Preptoceras*, *Soergelia*) die im Pleistozän der Holarktis verbreitet waren. Es waren Flachlandformen. *Soergelia*, die im älteren Pleistozän auf der Holarktis weit verbreitet war, ist nach GENTRY möglicherweise mit *Megalovis* des Villafranchium in Beziehung zu bringen, was nach ihm auch für *Makapania* aus dem Pleistozän Südafrikas anzunehmen ist.

Die Moschusochsen (Ovibovini), die gegenwärtig mit einer einzigen Art (*Ovis moschatus*) als Tundrenform auf das nördliche Nordamerika und Grönland beschränkt sind, waren noch im Jung-Pleistozän auch in Mitteleuropa, im nördlichen Asien und in Nordamerika bis südlich der Großen Seen verbreitet. Gegenwärtig sind sie in Norwegen, Spitzbergen und in jüngster Zeit auch in Sibirien vom Menschen eingeführt worden. Die Moschusochsen erscheinen mit *Praeovibos* und *Ovibos* im älteren Quartär Eurasiens. *Praeovibos*, dessen Auftreten mit der Elster-Kaltzeit zusammenfällt, war eine hochspezialisierte Steppenform, die nicht als Stammform von *Ovibos* in Betracht kommt. Moschusochsen waren mit *Bootherium* und *Symbos* als (Busch-)Waldformen auch in Nordamerika weit verbreitet. Aus dem Jung-Tertiär Europas sind verschiedene Gattungen (*Criotherium*, *Urmiaetherium*, *Parurmiaetherium*, *Tsaadamotherium*) bekannt, die gleichfalls als Ovibovinen zu klassifizieren sind. Es waren jedoch Savannen- bzw. Steppenbewohner. Aus derartigen Ovibovinen hat sich *Ovibos moschatus* als Kaltsteppen- bzw. Tundrenform entwickelt.

Die Ziegen und Schafe (Caprini) haben sich gleichfalls erst im ausgehenden Tertiär und im Pleistozän in die heutigen Gattungen und Arten differenziert. Die gegenwärtigen Formen sind erdgeschichtlich sehr jung, was auch in der unterschiedlichen taxonomischen Bewertung zum Ausdruck kommt. Die Caprini sind derzeit mit fünf Gattungen (*Hemitragus*, *Capra*, *Ammotragus*, *Pseudois* und *Ovis*) von Westeuropa und Nordafrika über Vorder-, Zentral- und Südasien bis nach Nordamerika (N-Mexiko) diskontinuierlich verbreitet. Sie sind mit *Tossunnoria* und *Pachytragus* zwar bereits im Jung-Miozän nachgewiesen, doch erscheinen die „modernen“ Ziegen und Schafe erst im ältesten bzw. älteren Pleistozän (z. B. *Sivacapra*, *Hemitragus*, *Capra*, *Ovis*) Eurasiens. Verbreitungsgeschichtlich ist das Vorkommen von *Hemitragus*, die gegenwärtig auf Süd- und Südwestasien beschränkt ist, im älteren Pleistozän in Mittel- und Westeuropa, jenes von *Ammotragus* in historischer Zeit in Marokko, Ägypten und Palästina interessant. Unter den rezenten Wildziegen (*Capra*) lassen

sich drei Gruppen unterscheiden. Bezoarziegen (*Capra [Capra] aegagrus*-Gruppe), Steinböcke (*Capra [Ibex] ibex*-Gruppe) und Markhors (*Capra [Aegoceros] falconeri*-Gruppe). Die von Kreta über Kleinasien bis nach Mittel- und Südasien verbreiteten Bezoarziegen sind die Stammformen der Hausziegen. Vermehrte weitere wilde Stammformen (*Capra „prisca“*) beruhen durchwegs auf Resten holozäner Hausziegen. Die Steinböcke sind gegenwärtig als Gebirgsbewohner disjunkt auf einzelne Gebirgsmassive (z. B. Pyrenäen, Alpen, Kaukasus, Altai) mit verschiedenen Unterarten beschränkt. Sie erscheinen mit *Capra macedonica* im älteren, mit *Capra camburgensis* im mittleren Pleistozän Europas und waren noch im Jung-Pleistozän im Vorland der Gebirge und den Lößsteppen Eurasiens weit verbreitet. Sie haben im Pleistozän anscheinend auch Nordamerika (*Ibex iowensis*, *Capra* sp.) erreicht.

Die Wildschafe (*Ovis*) sind auch heute noch in der Holarktis weit verbreitet. Ihre Untergliederung wird diskutiert, indem sie entweder als Angehörige nur eines Rassenkreises (*Ovis ammon*) oder als zwei bzw. mehrere Arten (z. B. *O. ammon*, *O. nivicola*, *O. canadensis*, *O. dalli*) gewertet werden. Reste eiszeitlicher Schafe sind aus Eurasien und Nordamerika bekannt geworden. In Eurasien entstanden, gelangten Wildschafe der *O. canadensis*-Gruppe im Illinoian nach Nordamerika, wo sie während der Kaltzeiten durch das Inlandeis nach Süden gedrängt wurden. Nach dem Zurückweichen des Eises breiteten sich im Jung-Pleistozän erneut Wildschafe (*O. nivicola*) vorübergehend von Eurasien nach Nordamerika aus.

Die Blauschafe (*Pseudois*) sind Gebirgsformen der Randgebirge Tibets. Es sind Schafverwandte, die in jüngster Zeit auch aus dem Pleistozän von Ostchina nachgewiesen werden konnten.

### 2.3.15. Die Wale (Cetacea)

Die durch ihre Anpassungen an das dauernde Wasserleben im System der Säugetiere weitgehend isoliert stehenden rezenten Wale lassen sich zwangsläufig auf zwei Großgruppen (Barten- und Zahnwale) aufteilen. Morphologisch-anatomische und auch physiologische Unterschiede (Echo-Ortung mit verschiedenen Frequenzen) waren verschiedentlich Anlaß, einen diphyletischen Ursprung anzunehmen und damit die natürliche Einheit der Cetaceen anzuzweifeln. Entwicklungsphysiologische (Fetalmembranen), karyologische und auch biochemische Befunde sprechen jedoch für die monophyletische Entstehung und lassen eine frühe Trennung der beiden rezenten Hauptgruppen annehmen. Während über ihre Herkunft von Landsäugetieren kein Zweifel besteht, gehen die Meinungen über die Stammgruppen stark auseinander. Wurden ursprünglich (Proto-)Insectivoren und „Ur“-Raubtiere (Creodonta) als Ahnenformen angesehen, so haben neuere Untersuchungen an Fossilformen gezeigt, daß sie von primitiven Huftieren (Condylarthra) ihren Ausgang genommen haben. Dies wird durch biochemische Befunde, die Affinitäten zu primitiven Huftieren zeigen, bestätigt.

Innerhalb der Wale lassen sich drei Hauptgruppen unterscheiden: Die ausgestorbenen Urwale (Archaeoceti), die Barten- (Mysticeti) und die Zahnwale (Odontoceti) (Abb. 100). Die Archaeoceti sind die erdgeschichtlich ältesten und zugleich primitivsten Wale. Sie erscheinen mit mittelgroßen Formen (*Anglocetus*, *Protocetus*) im Alt- bzw. Mittel-Eozän. Es sind bereits ans Wasserleben angepaßte Säugetiere mit zu Flossen umgestalteten Vordergliedmaßen, doch erinnern das vollständige, heterodonten Gebiß (3 1 4 3/3 1 4 3) mit mehrspitzigen und mehrwurzeligen Backenzähnen, die nur schwach nach rückwärts verlagerte Nasenöffnung, das primitive Gehirn, der mit dem Schädel fest verbundene Gehörapparat und die freien Halswirbel

an Landsäugetiere. Der Schädel zeigt keinerlei Anzeichen des für die modernen Wale so typischen „telescopingprocess“, der zu einem Übereinanderschieben von Schädelknochen führt.

Innerhalb der Archaeoceten sind mehrere Familien (Protocetidae, Dorudontidae und Basilosauridae) zu unterscheiden, von denen letztere wegen verschiedener abweichender Evolutionstendenzen (z. B. Verlängerung des Rumpfes durch Streckung der Wirbel) weder als Ahnenformen der Barten- noch der Zahnwale in Betracht kommen. Diese sind noch am ehesten unter den Protocetiden (*Protocetus*, *Pappocetus*, *Eocetus*) der eozänen Tethys (Nordafrika, Südasien) zu suchen. Es waren richtige Flachmeerbewohner, die nach FLEISCHER keine Anzeichen der für die „modernen“ Wale kennzeichnenden Ultraschallorientierung erkennen lassen. Die Hintergliedmaßen sind bei den Dorudontiden (*Dorodon*, *Zygorhiza*, *Kekenodon*) und Basilosauriden (*Basilosaurus* = „*Zeuglodon*“, *Prozeuglodon*) bereits bis auf rudimentäre Reste reduziert. Die Urwale, deren Formenmannigfaltigkeit auf eine eozäne Radiation zurückzuführen ist, sind mit dem Ende des Alt-Tertiärs fast völlig verschwunden.

Eine Verbreitungsgeschichte der Wale zu schreiben, ist für viele Gruppen nur schwer möglich. Immerhin lassen sich gewisse Zusammenhänge mit der Klimageschichte erkennen. Waren die Urwale zweifellos Warmwasserformen und zeigen die primitiven Zahnwale (Squalodontidae) nach ROTHAUSEN eine gewisse Bindung an den etwas äquatorwärts von der 20-°C-Jahresisotherme gelegenen Bereich, so erscheinen die an kühleres Wasser angepaßten Formen erst ab dem mittleren Tertiär. Der Faunaustausch heute antitropisch verbreiteter Wale erfolgte nach DAVIES erst während der pleistozänen Kaltzeiten, als die Oberflächentemperatur der Ozeane um wenigstens 6 °C abgesenkt war und damit die Temperaturbarrieren im Atlantik und Pazifik zeitweise wegfielen.

Unter den *Mysticeti* sind die Cetotheriiden als Stammgruppe, ferner die Grauwale (Eschrichtiidae), die Furchen- (Balaenopteridae) und die Glattwale (Balaenidae) auseinanderzuhalten. Die *Mysticeti* erscheinen mit *Mauicetus* (Cetotheriidae) im älteren bzw. mittleren Oligozän von Neuseeland, als sich nicht nur bereits ein starker Rückgang der Urwale bemerkbar machte, sondern auch die zirkumantarktische Meeresströmung infolge der im Eozän erfolgten Trennung von Antarktis und Australien voll wirksam geworden war. Diese ältesten Bartenwale zeigen zwar noch deutliche archaeocetide Merkmale im Schädel, waren jedoch bereits zahnlos, so daß angenommen werden kann, daß sie schon Planktonfresser gewesen sind. FORDYCE bringt neuerdings die Entstehung der Bartenwale mit der im Grenzbereich der zirkumantarktischen Strömung verstärkt auftretenden Planktonproduktion in Zusammenhang. Weitere Übergangsformen zu Urwalen fehlen. *Aetiocetus cotylalveus* aus dem Jung-Oligozän von Nordamerika (mit rudimentärem Gebiß) ist nach ROTHAUSEN kein primitiver Bartenwal, sondern eine Form aus der Verwandtschaft der Squalodontidae. Die jung-oligozänen Cetotheriiden (z. B. *Cetotheriopsis*) haben in der Schädelumformung im Gegensatz zu *Mauicetus* fast schon das neogene Evolutionsniveau erreicht. Cetotheriiden waren im Jung-Tertiär weltweit verbreitet (*Cetotherium*, *Mesocetus*, *Parietobalaena*, *Mixocetus*, *Aglaocetus*) und sind auch aus Nebenmeeren (z. B. Paratethys) bekannt.

Als nur wenig veränderte Nachkommen miozäner Cetotherien (z. B. *Mixocetus*) sind die Grauwale (Eschrichtiidae) mit einer einzigen Art (*Eschrichtius* [= „*Rhachianectes*“] *gibbosus*), die in zwei Großpopulationen im nördlichen Pazifik (Kalifornien und Korea) vorkommen, anzusehen. Noch in historischer Zeit waren Grauwale (mit einer eigenen Unterart) im Nordatlantik, in der Nord- und Ostsee heimisch. Die Ausbreitung erfolgte anscheinend in der postglazialen Wärmezeit. Im vorigen

Jahrhundert durch intensive Bejagung fast ausgerottet, haben sich die Bestände des Grauwales in den letzten Jahrzehnten wieder erholt.

Die gegenwärtig mit *Balaena* (einschließlich *Eubalaena*) und *Caperea* (= „*Neobalaena*“) in den Ozeanen antitropisch verbreiteten Glattwale (*Balaenidae*) sind mit *Morenocetus* seit dem Alt-Miozän, mit *Balaena* seit dem Pliozän bekannt, ohne jedoch — ebenso wie die Furchenwale — die Dimensionen der heutigen Arten zu erreichen. Die Furchenwale (*Balaenopteridae*), die heute die größten Arten stellen, sind mit zwei Gattungen (*Megaptera* und *Balaenoptera* einschließlich *Sibaldus*) in mehreren Arten in allen Ozeanen heimisch. Mit *Mesoteras* seit dem Mittel-Miozän bekannt, erscheinen *Balaenoptera* und *Megaptera* im Jung-Miozän neben ausgestorbenen Genera (z. B. *Plesiocetus*, *Megapteropsis*). Sie kommen allerdings nicht an die Dimensionen der rezenten Arten heran.

Die **Odontoceti** sind mit über 30 Gattungen und etwa 80 Arten heute wesentlich arten- und auch formenreicher entwickelt als die Bartenwale. Ihre stammesgeschichtliche Herkunft ist derzeit noch nicht ganz geklärt, da richtige Übergangsformen zu den Urwalen fehlen und eine Ableitung von diesen wegen verschiedener gegensätzlicher „trends“ im Schädelbau auf Schwierigkeiten stößt. Als erdgeschichtlich älteste Zahnwale gelten die Agorophiiden (*Agorophius*, *Archaeodelphis*) aus dem (?) Jung-Eozän Nordamerikas. Es sind Angehörige der Squalodontidae, die mit der zentralen Gruppe, den Squalodontidae (einschließlich „*Patriocetidae*“ und „*Microzeuglodontidae*“), im Oligo-Miozän weltweit verbreitet waren. Es sind primitive Zahnwale (z. B. *Eosqualodon*, *Squalodon*, *Sachalinocetus*, *Phoberodon*, *Patriocetus*, *Microzeuglodon* = *Microcetus*) mit beginnendem „telescoping-process“ des Schädels, weit nach hinten verschobener Nasenöffnung und einem zeuglodonten Gebiß. Die miozänen Squalodontiden sind als langsnauzige Formen bereits zu spezialisiert und auch zu jung, um als Stammformen der übrigen Zahnwale in Betracht zu kommen.

Unter den rezenten Zahnwalen bilden die Platanistoidea, Physeteroidea (= „*Ziphioidea*“), Monodontoidea und Delphinoidea untereinander näher verwandte Großgruppen. Als primitivste Zahnwale gelten die Flußdelphine (Platanistidae und Iniidae). Sie sind gegenwärtig reliktaartig verbreitet (*Platanista* im Indus-, Ganges- und Brahmaputra-Flußsystem, *Lipotes* im Yangtse und im Tungting-See in China; *Inia* im Orinoko-Amazonas-Flußsystem, *Pontoporia* [= „*Stenodelphis*“] in der La Plata-Mündung und angrenzenden Küstengebieten). Sie sind vermutlich sekundäre Süßwasserbewohner mit einem hochentwickelten Sonarapparat. Sie stammen von ursprünglich küstenbewohnenden Zahnwalen ab. Im Jungtertiär waren Flußdelphine nicht nur in Südamerika (*Saurodelphis*) und Asien, sondern auch in Europa (*Pachyacanthus*) und Nordamerika (*Zarhachis*, *Hesperoinia*, *Kampholophus*) heimisch. Die artliche Trennung in Ganges- (*Platanista gangetica*) und Indus-Delphin (*Pl. indi*) erfolgte nach PILLETTI erst im Pleistozän.

Schnabelwale (*Ziphiidae* = „*Hyperoodontidae*“) und Pottwale (*Physeteridae*) sind untereinander näher verwandt. Ihr Ursprung ist für das ausgehende Alt-Tertiär anzunehmen, wie das Vorkommen primitiver Ziphiiden (*Notocetus*, *Squalodelphis*) und Physeteriden (*Apenophyseter*) im älteren Miozän zeigt. *Notocetus* und *Incacetus* stehen den Stammformen der rezenten Schnabelwale nahe, von denen *Tasmacetus* aus dem südlichen Pazifik die primitivste, *Hyperoodon* die spezialisierte Gattung ist. Mit *Choneziphius* ist ein hochspezialisierter Schnabelwal bereits aus dem Jung-Miozän nachgewiesen. Unter den Physeteriden sind mehrere Stammlinien zu unterscheiden, von denen die mio-pliozänen Hoplocetinae (*Hoplocetus*, *Aulophyseter*, *Scaldicetus*) im Jung-Tertiär wieder verschwinden. Die Kogiinae sind mit *Kogopsis* im Jung-Miozän, die Physeterinae mit *Ontocetus* und *Idiophyseter* bereits im Mittel-Miozän belegt. *Praekogia* aus dem Jung-Miozän Nordamerikas gilt als Vorläufer von *Kogia*,

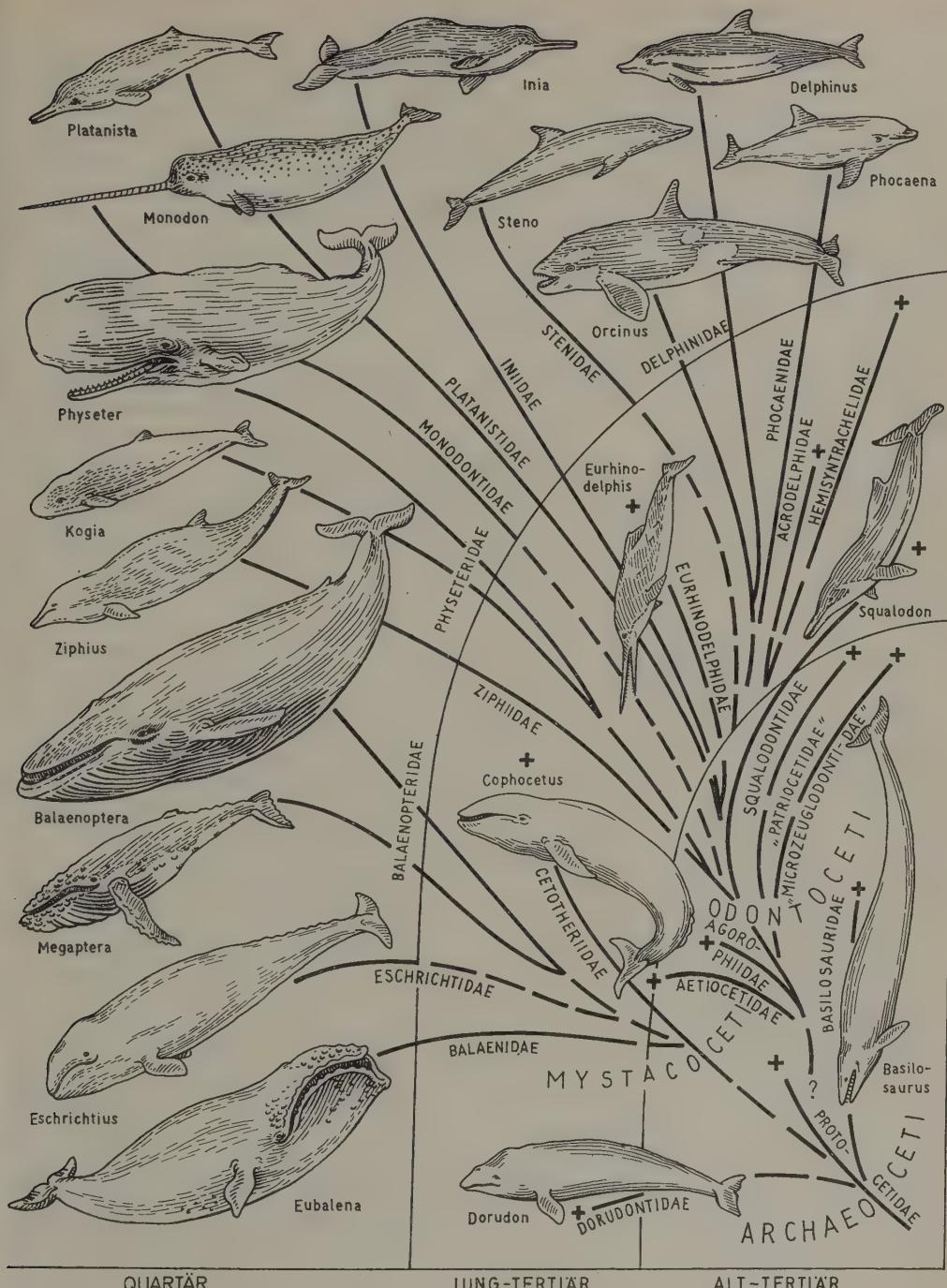


Abb. 100. Die Evolution der Wale (Cetacea). Primitive Urwale (Archaeoceti: Protocetidae) als Wurzelformen der Bartenwale (Mysticeti = Mysticoceti) und wohl auch der Zahnwale (Odontoceti). Die Grauwale (*Eschrichtius*) als primitivste rezente Bartenwale, die Flußdelphine (*Platanista* und *Inia*) als altertümlichste, die Delphine (Delphinidae) als spezialisierteste Zahnwale.

die außer *Physeter* die einzige rezente Gattung bildet. Der Pottwal (*Physeter macrocephalus* = „*catodon*“) ist mit 20 m Körperlänge die größte lebende Zahnwalart. Er ist ein kosmopolitisch verbreiteter Tintenfischfresser. Die Gründelwale (Monodontidae = „*Delphinapteridae*“) sind die einzigen Angehörigen der Monodontoidea. Sie leben gegenwärtig in den arktischen bis kühlgemäßigten Gewässern der nördlichen Hemisphäre, wobei der Weißwal (*Delphinapterus* [= „*Beluga*“] *leucas*) auch in Ästuarien und Flüssen vorkommt. Ihm fehlt ein „Stoßzahn“ wie beim Narwal (*Monodon monoceros*). Die rezenten Unterarten von *Delphinapterus* im Atlantik und Pazifik sind auf die zeitweise Existenz der Beringbrücke zu pleistozänen Kaltzeiten zurückzuführen. Über die Herkunft der Monodontiden sagen die bisherigen (pleistozänen) Fossilfunde nichts aus. Nach KASNYA ist der Irrawaddi-Delphin (*Orcaella*) ein Angehöriger der Monodontiden.

Die Delphinoidea zählen zu den evolviertesten und mit den Delphiniden zur artenreichsten Gruppe unter den Zahnwalen. Weitere Angehörige sind die Schweinswale (Phocaenidae) und die Brackwasserdelphine (Stenidae). Letztere gehören zu den primitivsten Delphinoidea. Sie sind gegenwärtig mit *Steno* in allen tropischen und gemäßigten Ozeanen verbreitet und haben mit *Sotalia* auch das Amazonas- und Orinoko-Flußsystem besiedelt. *Kentriodon* aus dem Mittel-Miozän der Atlantikküste Nordamerikas wird meist als ältester Vertreter der Steniden angesehen. Im Mio-Pliozän sind sie auch von der amerikanischen Pazifikküste (*Hesperocetus*) bzw. aus Europa (*Steno*) nachgewiesen. *Kentriodon* und *Hesperocetus* sind nach KELLOGG Vorläufer von *Sousa*.

Innerhalb der Delphine (Delphinidae) sind mehrere Stammlinien zu unterscheiden, unter denen die eigentlichen Delphine (Delphininae) zu den am höchsten evolvierten Formen zählen. Die Delphiniden sind gegenwärtig in allen Ozeanen und mit *Orcaella* auch in einzelnen Flüssen des tropischen Südostasiens heimisch. Sie erscheinen mit *Protodelphis* und *Delphinarus* bereits im Alt-Miozän, mit *Delphinus* im Jung-Miozän und mit *Orcinus* im Pliozän. *Orcinus orca*, der Schwertwal, ist die größte lebende Delphinart. *Globicephala*, *Feresa* und *Pseudorca* sind weitere Angehörige der Orcininae. Delphine waren im Miozän an der pazifischen Nordamerikaküste sehr häufig, wie die zahlreichen Gattungen (z. B. *Lamprolithax*, *Nannolithax*, *Platylithax*) beweisen. Unter den eigentlichen Delphinen zählen *Lagenorhynchus* und *Lagenodelphis* zu den primitivsten, *Stenella* und *Delphinus* zu den evolviertesten Gattungen. *Tursiops* und *Grampus* verhalten sich eher intermediär. Zu den Delphiniden kamen im Jung-Tertiär noch Angehörige völlig ausgestorbener Familien, wie die Acrodelphidae (*Acrodelphis*, *Schizodelphis*), Eurhinodelphidae (*Eurhinodelphis*, *Ziphodelphis*) und die Hemi-syntrachelidae (*Hemisyntrachelus*, *Lophocetus*).

Neben den Delphinen zählen die Schweinswale (Phocaenidae: *Phocaena*, *Phocaenoides*, *Neophocaena*) zu den am höchsten evolvierten Zahnwalen. Als älteste Form wird *Microphocaena* aus dem jüngsten Oligozän der Ukraine angesehen. Die Phocaeniden sind gegenwärtig vor allem auf die küstennahen Bereiche der Ozeane und Nebenmeere (z. B. Mittelmeer, Schwarzes Meer) beschränkt, doch gehen sie auch ins Süßwasser (*Neophocaena*). *Protophocaena* und *Palaeophocaena* aus dem Jung-Tertiär der Paratethys sind nach KIRPICHNIKOV keine Angehörigen der Phocaeniden, sondern der Delphiniden. Schweinswale gelangten nach KIRPICHNIKOV erst während des Pleistozäns ins Schwarze Meer.

### 2.3.16. Die Unpaarhufer (Perissodactyla)

Die Unpaarhufer bilden nach Fußbau und der Placenta-Struktur eine natürliche Einheit. Gegenwärtig lassen nur mehr wenige Arten als Angehörige von drei verschiedenen Familien etwas von der einstigen Arten- und Formenfülle, die auf etwa 15 Familien aufgeteilt wird, ahnen (Abb. 101). Die Unpaarhufer erlebten durch eine Radiation im Eozän ihre stammesgeschichtliche Blüte im Alt-Tertiär und wurden im Jung-Tertiär mehr und mehr von den Wiederkäuern unter den Paarhufern „verdrängt“. Ihre Fossilgeschichte ist recht gut belegt. Die erdgeschichtlich ältesten Formen (*Hyracotherium*) erscheinen im Clarkforkian (ältestes Eozän) in Nordamerika. Sie lassen sich von paleozänen Urhauptieren (Phenacodontiden: *Tetraclaenodon*) ableiten. Die Hyracotherien sind kleine katzen- bis fuchsgroße, vierzehige Huftiere mit kurzem Fazialschädel, vollständigem Gebiß, brachyodonten Backenzähnen ohne Molari- sierung der Prämolaren. Von derartigen alttümlichen Unpaarhufern lassen sich die übrigen Perissodactylen ableiten.

Innerhalb der Perissodactylen sind drei Hauptgruppen (Ceratomorpha, Hippomorpha und Ancylopoda) auseinanderzuhalten, von denen den **Ancylopoda** eine gewisse Sonderstellung zukommt. Es sind dies die Chalicotherioidea mit den Eomorphidae (*Eomoropus* und *Litolophus*) im Eozän und die Chalicotheriidae. Die Huftier- natur der Chalicotherien wurde erst spät erkannt, da man sie wegen der „Hufkrallen“ ursprünglich als Zahnarme bzw. Riesenschuppentiere klassifizierte. Es waren Blatt- äser, die ihre verlängerten Vorderextremitäten bei Aufrichtung des Körpers zum Herabziehen von Ästen benützten und damit eine ähnliche ökologische Nische aus- nutzten wie die heutigen Giraffengazellen. Unter den Chalicotheriiden sind zwei Hauptstämme zu unterscheiden, die Schizotheriinae, die mit *Schizotherium* (= „*Kyzylkakhippus*“) im Oligozän Eurasiens erscheinen, und die Chalicotheriinae mit *Chalicotherium* im Miozän. Während die Chalicotheriinae auf Eurasien und Afrika beschränkt blieben, waren die Schizotherien mit *Moropus* im älteren Miozän (Aquitian bzw. Arikareean) in Europa und Nordamerika verbreitet. Sie sind jedoch in Nordamerika im Jung-Miozän wieder verschwunden. *Oreinotherium* aus dem Oligozän Nordamerikas ist nach SKINNER vermutlich ein Brontotheriide. In Afrika, das erst im Mittel-Miozän besiedelt wurde, überlebten sie mit *Ancylatherium* (einschließlich *Metaschizotherium*), in Asien mit *Nestoritherium* bis ins ältere Quartär, während die Chalicotherien mit *Chalicotherium* in Europa bereits im Pliozän verschwunden waren. *Postschizotherium* aus dem Plio-Pleistozän Ostasiens ist kein Angehöriger der Chalicothriiden, sondern ein spezialisierter Schliefer (Hyracoidea).

Von den **Ceratomorpha** (mit den Tapiroidea und Rhinocerotoidea) überlebten nur die Tapire (Tapiridae) und die Nashörner (Rhinocerotidae). Sie sind typische Beispiele für disjunkte Verbreitungsareale. Die Nashörner sind gegenwärtig disjunkt in der Paläotropis (Afrika südlich der Sahara, Süd- und Südostasien), die Tapire disjunkt in der Neotropis und Orientalis verbreitet. Die Tapiroidea bilden die Primitivgruppe unter den Ceratomorpha. Sie treten erstmalig mit *Homogalax* (Isectolophidae) im Alt-Eozän (Graybullian) Nordamerikas auf, von der auch die Rhinocerotoidea abgeleitet werden können (Abb. 102). Es waren primitive Tapiroidea mit vollständigem Gebiß. Es fehlten ihnen die für die modernen Tapire typischen Merkmale (z. B. Rüssel, Differenzierung des Vordergebisses, molarisierte Prämolaren). Alteozäne Isectolop- phiden bilden die Stammformen der übrigen alttertiären Tapiroidea, die mit den Helaletidae (einschließlich „Hyrachyidae“: *Heptodon*, *Helletes*, *Hyrachys*, *Colodon*) und den Tapiridae (*Protapirus*) aus Nordamerika und Eurasien, den Deperetellidae (*Deperetella*) aus Asien und den Lophiodontidae (*Lophiodon*) aus Europa bekannt wurden. Von diesen Tapiroidea, die zum Teil als Laufformen zu bezeichnen sind und

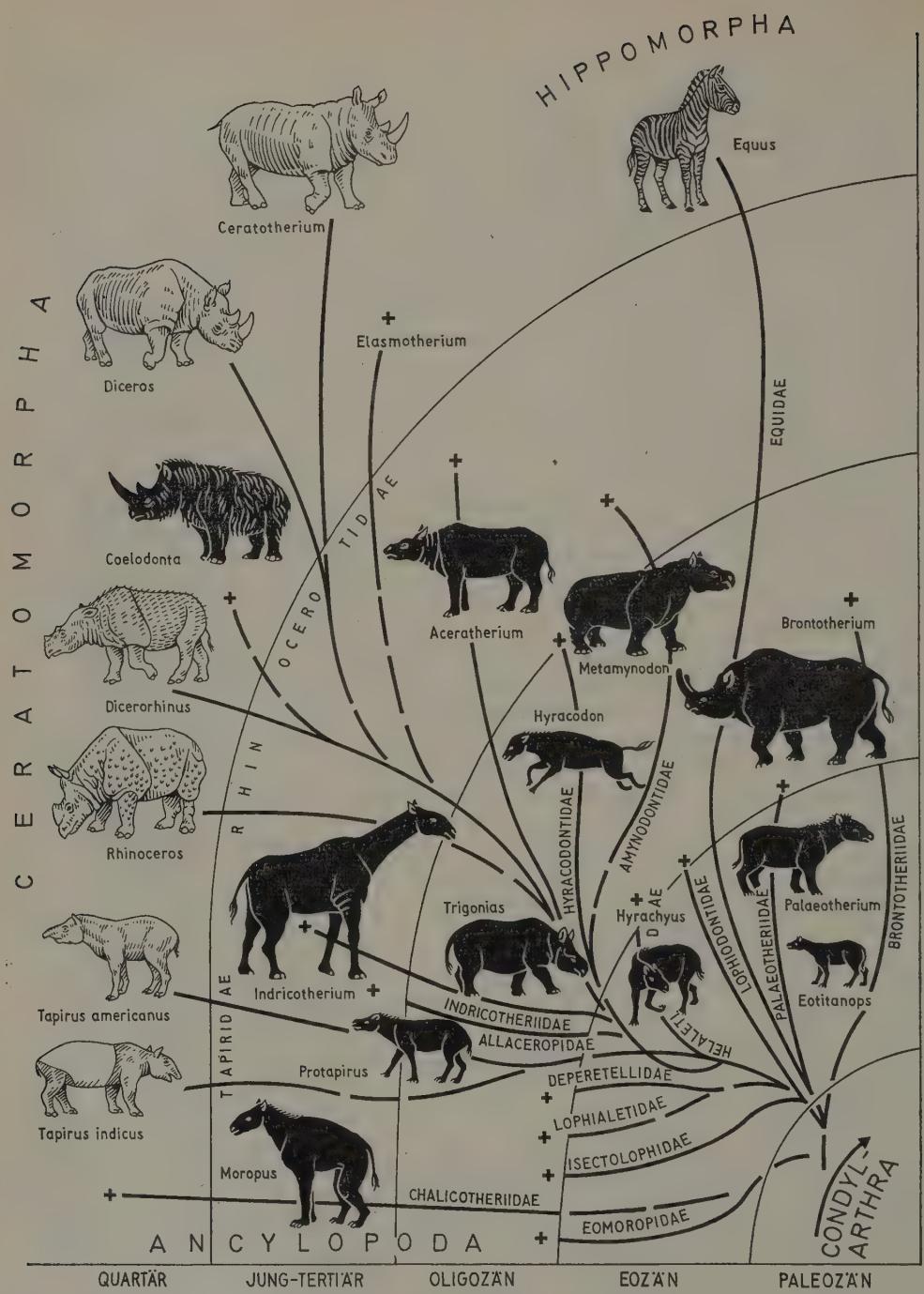


Abb. 101. Die Evolution der Unpaarhufer (Perissodactyla). Beachte die einstige Formenmannigfaltigkeit im Alt-Tertiär, die zeigt, daß die rezenten Unpaarhufer (Tapire, Nashörner und Einhufer) im Gegensatz zu den Paarhufern eine sterbende Säugetiergruppe bilden. Tapire und Nashörner gegenwärtig disjunkt verbreitet.

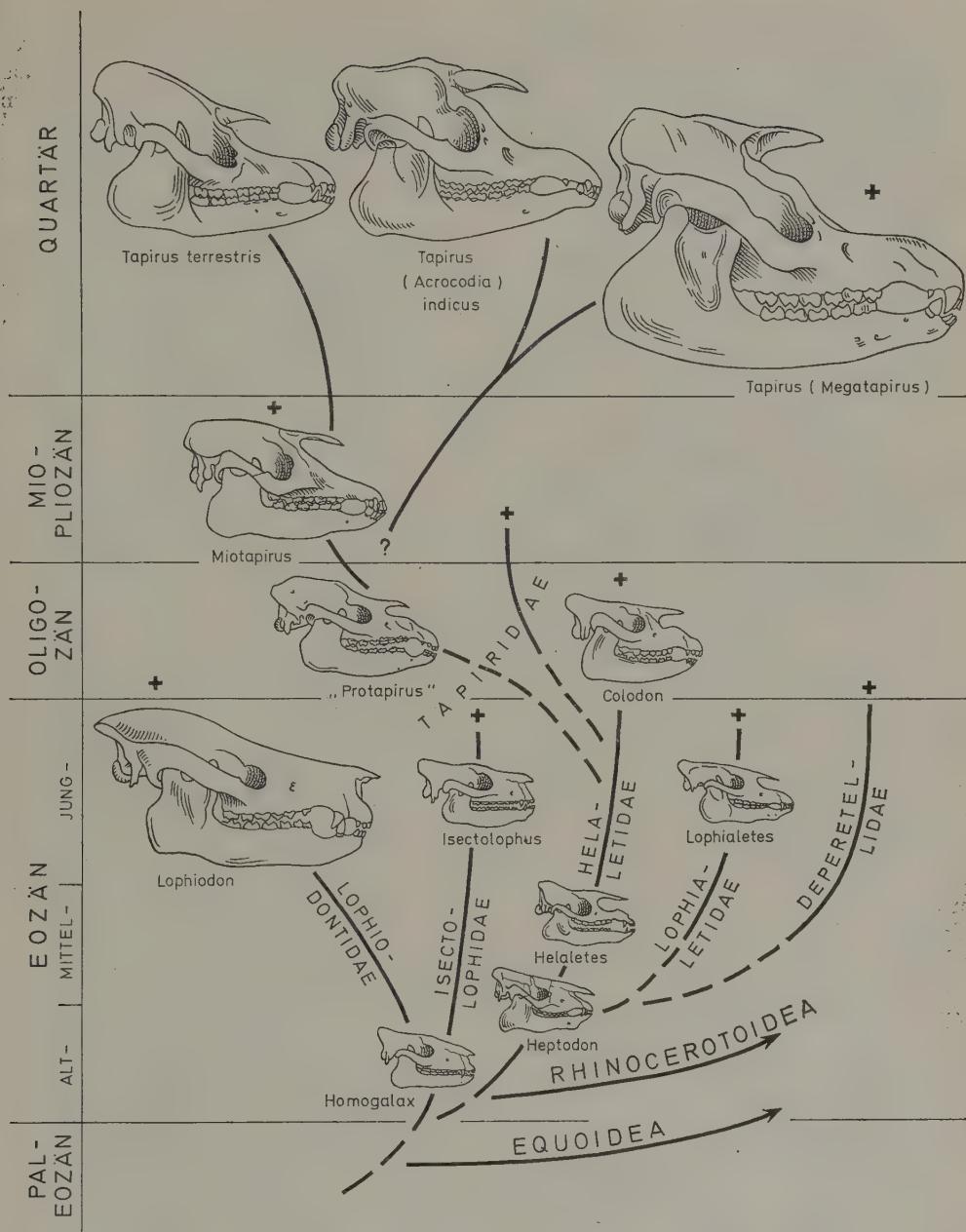


Abb. 102. Die Evolution der Tapiroidea (Schädel). Beachte Formenfülle im Eozän und Ausbildung der Nasenincisur im Tertiär als Hinweis auf eine Rüsselbildung. Zeitpunkt der Trennung der rezenten alt- und neuweltlichen Linie nicht mit Sicherheit zu beurteilen.

denen ein Rüssel fehlte, überlebten nur die Tapiriden die Oligo-Miozängrenze. Im Jung-Tertiär von Nordamerika (*Miotapirus*, *Tapiravus*) und Eurasien (*Tapirus*) verbreitet, gelangten die Tapire im Pleistozän über den Panama-Isthmus auch nach Südamerika. In Europa verschwinden die Tapire mit *Tapirus arvernensis* im ältesten Quartär. Afrika haben sie anscheinend nie erreicht. Noch im Pleistozän waren Tapire in Nordamerika (*Tapirus excelsus*, *T. veroensis*) und auf dem ost- und südostasiatischen Festland (*Tapirus „sinensis“*) weit verbreitet und haben dort sogar Großformen (Sbg. *Megatapirus*) hervorgebracht.

Auch die Rhinocerotoidea zeigen im Alt-Tertiär eine erstaunliche Formenfülle. Es sind verschiedene Stämme (Hyracodontidae, Indricotheriidae, Amynodontidae und Rhinocerotidae) mit unterschiedlichen Evolutionstendenzen (v. a. im Vordergebiß) zu unterscheiden. Sie lassen sich mit den Tapiroidea auf eine gemeinsame Wurzelgruppe zurückführen. Die Hyracodontiden (*Triplopus* einschließlich *Prothyracodon*, *Hyracodon*, *Ardynia*) sind hornlose, schlankbeinige, tridactyle Unpaarhufer des Alt-Tertiärs Nordamerikas und Eurasiens, die gleichfalls hornlosen Amynodontiden (*Procadurcodon*, *Amyndon*, *Metamynodon*, *Cadurcodon*) hingegen plumpbeinige Steppenbewohner (mit hypsodonten Backenzähnen) der Holarktis. Die Indricotheriiden des Oligo-Miozäns waren hauptsächlich in Asien (*Paraceratherium*, *Indricotherium*, *Baluchitherium*) verbreitet. Vereinzelt sind sie auch aus Europa und (?) Nordafrika nachgewiesen. Es waren langhalsige und hochbeinige, hornlose Hufiere, die den Giraffentyp unter den Rhinocerotoidea verkörpern.

Unter den Nashörnern (Rhinocerotidae) sind mehrere Stämme (Caenopinae, Aceratheriinae, Rhinocerotinae [einschließlich „*Dicerorhininae*“] und Elasmotheriinae) zu unterscheiden (Abb. 103). Ihre systematische Bewertung erfolgt keineswegs einheitlich. Nur unter den Rhinocerotiden kommt es zur Bildung von Nasenhörnern. Die Rhinocerotiden treten erstmalig mit hornlosen Caenopinen (*Trigonias*, *Caenopus*, *Subhyracodon*) im Alt-Oligozän (Chadronian) Nordamerikas auf und anscheinend etwas später auch in Europa (*Ronzotherium*). Innerhalb der Aceratheriinae lassen sich die schlankbeinigen Aceratheriini (*Aceratherium*, *Aphelops*, *Plesiaceratherium*, *Chilotherium*, *Chilotheridium*) und die kurzfußigen Teleoceratini (*Teleoceras*, *Brachypotherium*) unterscheiden, deren Einheit jedoch nicht gesichert erscheint (*Teleoceras* als [?] Einwanderer in Nordamerika). Sie waren im Jung-Oligozän und im Miozän in der Holarktis verbreitet und erreichten im Jung-Tertiär auch den afrikanischen Kontinent. Sie verschwinden mit dem Pliozän wieder. Auch die Rhinocerotinae erscheinen mit dem *Dicerorhinus*-Stamm bereits im jüngsten Oligozän. *Dicerorhinus* ist mit zahlreichen Arten im Jung-Tertiär Eurasiens und Afrikas nachgewiesen und war auch im Pleistozän noch in Asien weit verbreitet. Gegenwärtig lebt dieser Stamm nur mehr mit einigen Reliktpopulationen von *Dicerorhinus sumatrensis* in Südostasien (Abb. 104). Aus der *Dicerorhinus*-Linie hat sich im Plio-Pleistozän auch die Gattung *Coelodonta* entwickelt, die mit *C. antiquitatis* im Jung-Pleistozän Eurasiens eine kälteharte Steppenform hervorgebracht hat, die mit dem Ende der Eiszeit ausgestorben ist. Die Panzernashörner (Rhinocerotini) erscheinen mit *Rhinoceros* (Sbg. *Gaindatherium*) im Mittel-Miozän Südasiens\*. Sie scheinen auf Süd- (*Rh. sivalensis*) und Ostasien (*R. sinensis*) beschränkt geblieben zu sein und waren dort noch im Pleistozän weit verbreitet und haben damals sogar die Philippinen (*Rh. philippinensis*) erreicht. Gegenwärtig sind sie auf einige wenige Schutzgebiete im nördlichen Vorderindien (*Rh. unicornis*) und auf Djawa (*Rh. sondaicus*) beschränkt.

Die *Diceros*-Gruppe erscheint mit *Paradiceros* erstmals im jüngsten Mittel-Miozän Afrikas. *Diceros* selbst tritt im Jung-Miozän in Afrika (*D. primaevus*, *D. douahrensis*) und als Einwanderer auch im südlichen Eurasien (*D. „pachygnathus“*) auf. *Diceros* kommt gegenwärtig mit dem Spitzmaulnashorn (*D. bicornis*) noch in weiten Teilen

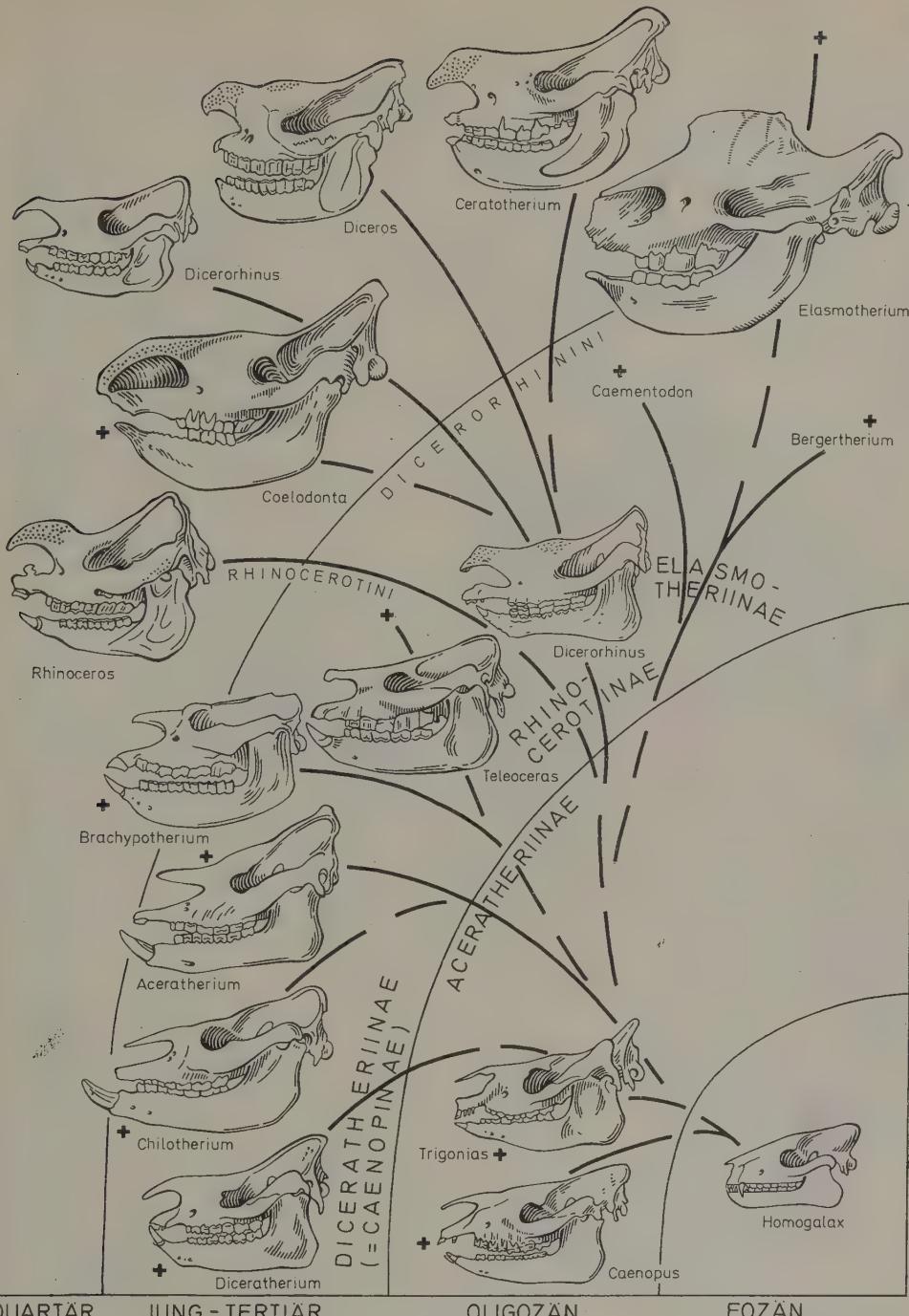


Abb. 103. Die Evolution der Nashörner (Rhinocerotidae; Schädel). Größte Formenmannigfaltigkeit im Jung-Tertiär. Beachte Differenzierung bzw. Reduktion des Vordergebisses in den verschiedenen Linien. Abgrenzung und Bewertung der einzelnen Unterfamilien erfolgt nicht einheitlich. *Caenopus* und *Trigonias* als primitivste, *Elasmotherium* als spezialisierteste Gattung innerhalb der Rhinocerotidae.

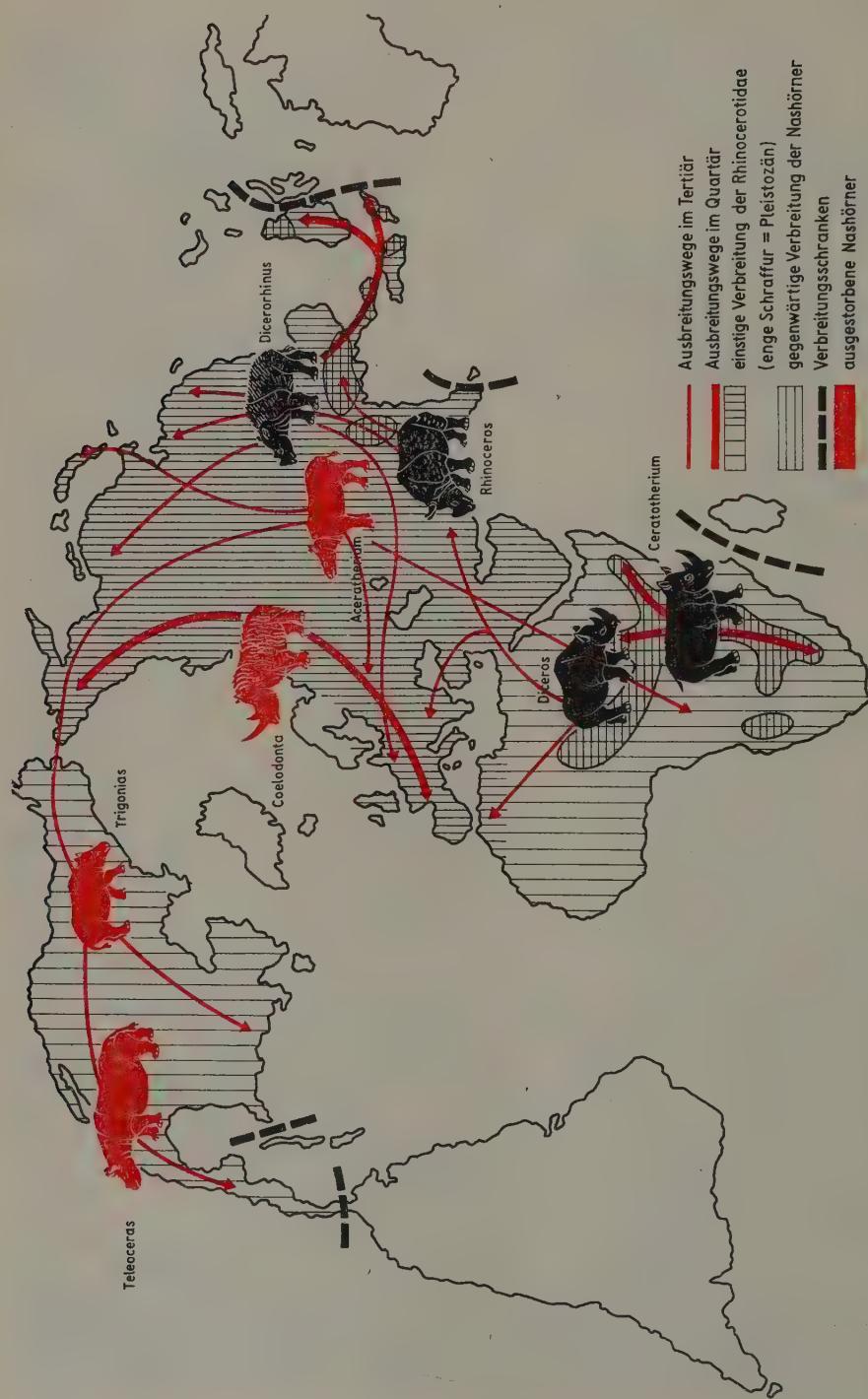


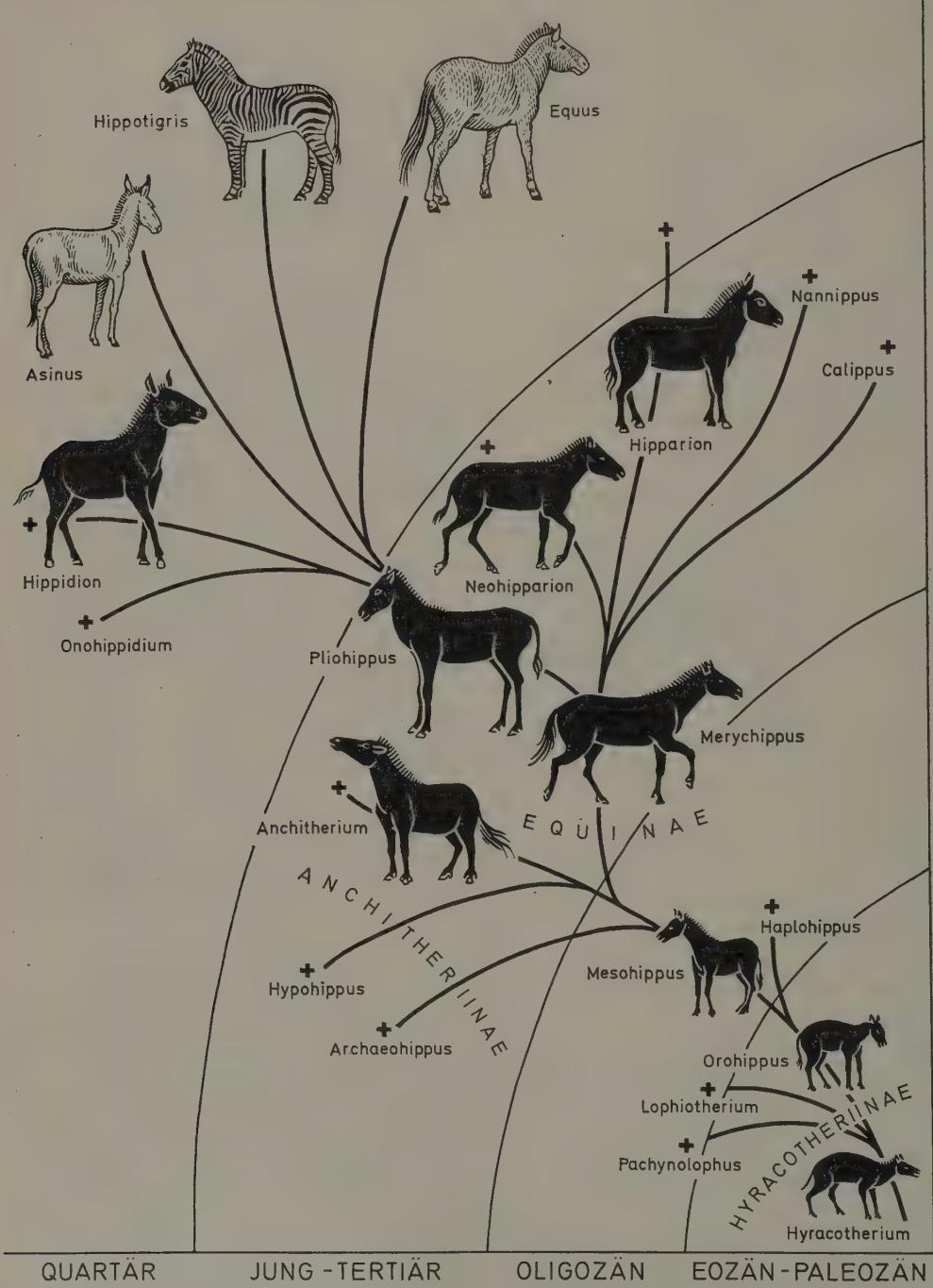
Abb. 104. Einstige und gegenwärtige Verbreitung der Nashörner (Rhinocerotidae). Urheimat in Asien, Ausbreitung zur Tertiärzeit bis nach Europa, Afrika und Nordamerika. Seit maximaler Verbreitung im Neogen ständige Verkleinerung der Ausbreitungsgebiete, die gegenwärtig ausgesprochene Reliktsäume bilden. In Südostasien sind die Nashörner nahezu ausgerottet (vgl. auch Text).

Afrikas südlich der Sahara vor. Als Seitenlinie spaltet sich *Ceratotherium* im Pliozän Afrikas (*C. praecox*) ab. *Ceratotherium* war noch im Pleistozän über weite Teile Afrikas (einschließlich Nordafrika) verbreitet und ist gegenwärtig mit dem Breitmaulnashorn (*C. simum*) auf zwei Restpopulationen (*C. simum cottoni*: Sudan-Uganda; *C. s. simum*: Zululand) zusammengeschrumpft, deren Verbreitungsareal allerdings in den letzten Jahren durch künstliche Umsiedlung etwas erweitert wurde.

Die Elasmotheriinae zählen zu den spezialisiertesten Rhinocerotiden. Sie werden deshalb verschiedentlich auch als Angehörige einer eigenen Familie klassifiziert. Bei *Elasmotherium* des Plio-Pleistozän Asiens kommt es zur Schmelzfältelung und zur Wurzellosigkeit der Backenzähne sowie zur Ausbildung eines riesigen Stirnhornes. *Elasmotherium caucasicum* des älteren Quartärs war als Endform ein riesiges Steppennashorn. In jüngster Zeit wurden durch HEISSIG verschiedene, mehr oder weniger gut dokumentierte Nashörner aus dem Jung-Tertiär Eurasiens und Afrikas (z. B. *Caementodon*, *Hispanotherium*, *Belajevina*, *Iranotherium*, „*Sinotherium*“, *Kenyatherium*) als Angehörige verschiedener Linien innerhalb der Elasmotheriinae klassifiziert. Als primitivste Form gilt *Caementodon*, die im älteren Miozän Asiens erscheint. *Elasmotherium* lässt sich nach HEISSIG von *Belajevina* (Mittel-Miozän) über „*Sinotherium*“ (Jung-Miozän) ableiten.

Die **Hippomorpha** sind gegenwärtig nur durch die Einhufer (Equidae) vertreten. Auch sie sind die letzten Überlebenden einer zur Tertiärzeit formen- und artenreichen Gruppe von Unpaarhufern. Sie sind zugleich die spezialisiertesten Perissodactyla, deren Geschichte durch Fossilfunde außerordentlich gut dokumentiert ist. Vorerst aber zu den übrigen Hippomorphen. Diese selbst lassen sich in die Brontotherioidea und die Equoidea gliedern. Die erstgenannten werden nur durch die Brontotherien (Brontotheriidae = „*Titanotheriidae*“) vertreten. Sie sind im Habitus nashornähnliche Unpaarhufer, die durch das buno-selenodonten Molarengeiß und knöcherne Nasenfortsätze kennzeichnende Evolutionstendenzen zeigen. Sie erscheinen mit kleinen, hornlosen Formen (*Lambdotherium*) im jüngeren Alt-Eozän (Lost Cabin Member des Wasatchian) Nordamerikas. Im Eozän Nordamerikas entwickeln sich mehrere Stämme (Lambdotheriinae, Palaeosyopinae, Dolichorhininae, Telmatheriinae, Brontopinae, Menodontinae, Brontotheriinae), die im Alt-Oligozän mit richtigen Großformen (z. B. *Brontops*, *Menodus*, *Brontotherium*) aussterben. Mit den Telmatherinen und Brontopinen gelangten die Brontotherien im Jung-Eozän auch nach Asien bzw. Europa (*Brachydiasstematherium*), wo mit den Embolotheriinae (*Embolotherium*, *Titanodectes*) im Eo-Oligozän ein eigener Stamm entstand. In Asien sterben die Brontotheriiden erst im Mittel-Oligozän aus.

Unter den Equoidea sind die Palaeotheriiden (*Palaeotherium*, *Plagiolophus*) des europäischen Eo-Oligozäns und die Equidae zu trennen. Letztere sind, wie bereits oben erwähnt, mit den Einhufern die letzten Überlebenden der Hippomorpha. Die Einhufer sind gegenwärtig mit den Zebras, Wildeseln und Wildpferden über große Teile Afrikas, West- und Zentralasien verbreitet. Ihre Verbreitungsgeschichte ist durch Fossilfunde sehr gut belegt. Die Equiden erscheinen mit den Hyracotherien (*Hyracotherium* = „*Eohippus*“) im jüngsten Paleozän bzw. ältesten Alt-Eozän (Clarkforkian) in Nordamerika und waren mit *Hyracotherium* und *Propachynolophus* — dank der damaligen paläogeographischen Situation — auch im Alt-Eozän Europas heimisch. Während die Equiden in Europa im Eozän jedoch wieder verschwinden, entwickelten sich in Nordamerika aus den eozänen Hyracotherien (*Orohippus*, *Epihippus*) die oligo-miozänen Anchitherien (*Mesohippus* und *Miohippus* im Oligozän, *Parahippus*, *Anchitherium* und *Hypohippus* im Miozän) (Abb. 105). Die Anchitherien gelangten mit *Anchitherium* im älteren Miozän über die Beringbrücke auch nach Eurasien, wo sie im Jung-Miozän ebenso wie in Nordamerika aussterben. Aus altmiozänen



Anchitherien entwickeln sich in Nordamerika die Equinae mit der *Merychippus*-Gruppe im Miozän, aus denen nicht nur die dreizehigen Hipparionen (*Hipparium*, *Neohipparium*, *Nannippus*), sondern auch die Einhufer (*Pliohippus*, *Equus*) hervorgegangen sind (Abb. 106). Während die Anchitherien laubäsende Waldbewohner waren, sind die Equinae grasfressende Savannen-, Steppen- und Halbwüstenformen mit hypsodonten Backenzähnen. Die Hipparionen, die mit den jüngsten Formen (*Hipparium*, *Stylohipparion* = *Eurygnathohippus*) in Europa und Afrika im Laufe des Quartär ausstarben, haben jedoch das dreizehige Stadium nicht überwunden. Die Equidae breiteten sich mit *Hipparium* im Jung-Miozän, mit *Equus* im jüngeren Pliozän von Nordamerika nach Eurasien und Afrika aus und erreichten im Pleistozän auch Südamerika (*Hippidion*, *Onohippidium*, *Amerhippus*) (Abb. 107). In der Neuen Welt starben die Equiden jedoch spätestens im frühen Holozän aus, nicht ohne verschiedene „zebrine“ (*Equus simplicidens*) bzw. „asinide“ Einhufer (z. B. *Equus francisci*, *E. conversidens*) in Nordamerika hervorgebracht zu haben. Die Mustangs von Nordamerika sind verwilderte Hauspferde.

Die ältesten altweltlichen Einhufer („*Allohippus*“ [= *Plesippus*] *stenonis*, *Equus sanmeniensis*, *E. suessenbornensis*) zeigen verschiedene primitive („zebrine“) Merkmale, doch sind bereits im jüngeren Villafranchium „zebrine“, „asinide“ und „cabal-line“ Formen zu trennen. Gegenwärtig sind die Einhufer mit den Zebras und Wildeseln in Afrika, mit den Pferdeeseln und dem Przewalski-Pferd in Asien heimisch. Unter den Zebras sind drei Gruppen, die Grevy-Zebras (*Equus [Dolichohippus] grevyi* in Nordostafrika), die Steppenzebras (*Equus [Hippotigris] quagga* im östlichen und südlichen Afrika) und die Bergzebras (*Equus [Hippotigris] zebra* in Süd- und Südwestafrika) (Abb. 108) zu unterscheiden. Zebras waren noch im Jung-Pleistozän bis Nordafrika verbreitet. Sie wurden anscheinend von den Wildeseln verdrängt. So waren die heute mit disjunkten Populationen in Nordostafrika heimischen Wildesel (*Equus [Asinus] africanus*) noch in historischer Zeit über weite Teile Nordafrikas verbreitet. Mit *Equus (Hydruntinus) hydruntinus* ist ein eselartiger Einhufer aus dem europäischen Pleistozän bekannt, der in Südosteuropa und (?) Spanien erst in prähistorischer Zeit ausstarb. Auch die gegenwärtig von Vorderasien bis zur Mongolei verbreiteten Pferde- oder Halbesel (*Equus [Hemionus] hemionus*) waren im Pleistozän nicht nur in Japan (*E. hemionus nipponicus*), sondern vermutlich auch in der Neuen Welt (Alaska, Texas) heimisch. Die Zugehörigkeit der neuweltlichen Einhufer zu den Pferdeeseln ist jedoch fraglich. Nach Japan gelangten die Einhufer neben anderen Elementen der euro-sibirischen Fauna über die damalige Tatarski-Landbrücke zwischen dem asiatischen Festland und Sachalin. Wildpferde (*Equus [Equus] ferus*-Gruppe) waren noch im Jung-Pleistozän in weiten Teilen Europas heimisch und verschwanden mit dem Tarpan (*E. ferus gmelini*) erst in historischer Zeit. Die Equiden sind — wie die Fossildokumentation zeigt — eine jener Säugetiergruppen, die in ihrem Ursprungsland völlig ausgestorben sind und deren heutiges Verbreitungsbild erst in jüngster erdgeschichtlicher Vergangenheit zustande kam.

---

Abb. 105. Die Evolution der Pferdeartigen (Equidae). In Euro-Nordamerika zur ältesten Tertiärzeit mit den Hyracotheriinen (*Hyracotherium*) entstanden, stirbt der Hauptstamm (Anchitheriinae) mit laubäsenden dreizehigen Formen im Jung-Miozän aus. Unter den aus ihnen hervorgegangenen grasfressenden Equinae verschwinden die dreizehigen Hipparionen spätestens im mittleren Quartär wieder. Von Nordamerika aus breiteten sich die Equiden im Jung-Tertiär und Pleistozän mehrfach über die Beringbrücke nach Eurasien und Afrika sowie im Quartär auch nach Südamerika (*Hippidion*, *Onohippidium*) aus, wo sie wieder ausstarben. Die rezenten Einhufer (Zebras, Esel, Pferdeesel und Wildpferde) bilden die einzigen Überlebenden der Equiden.

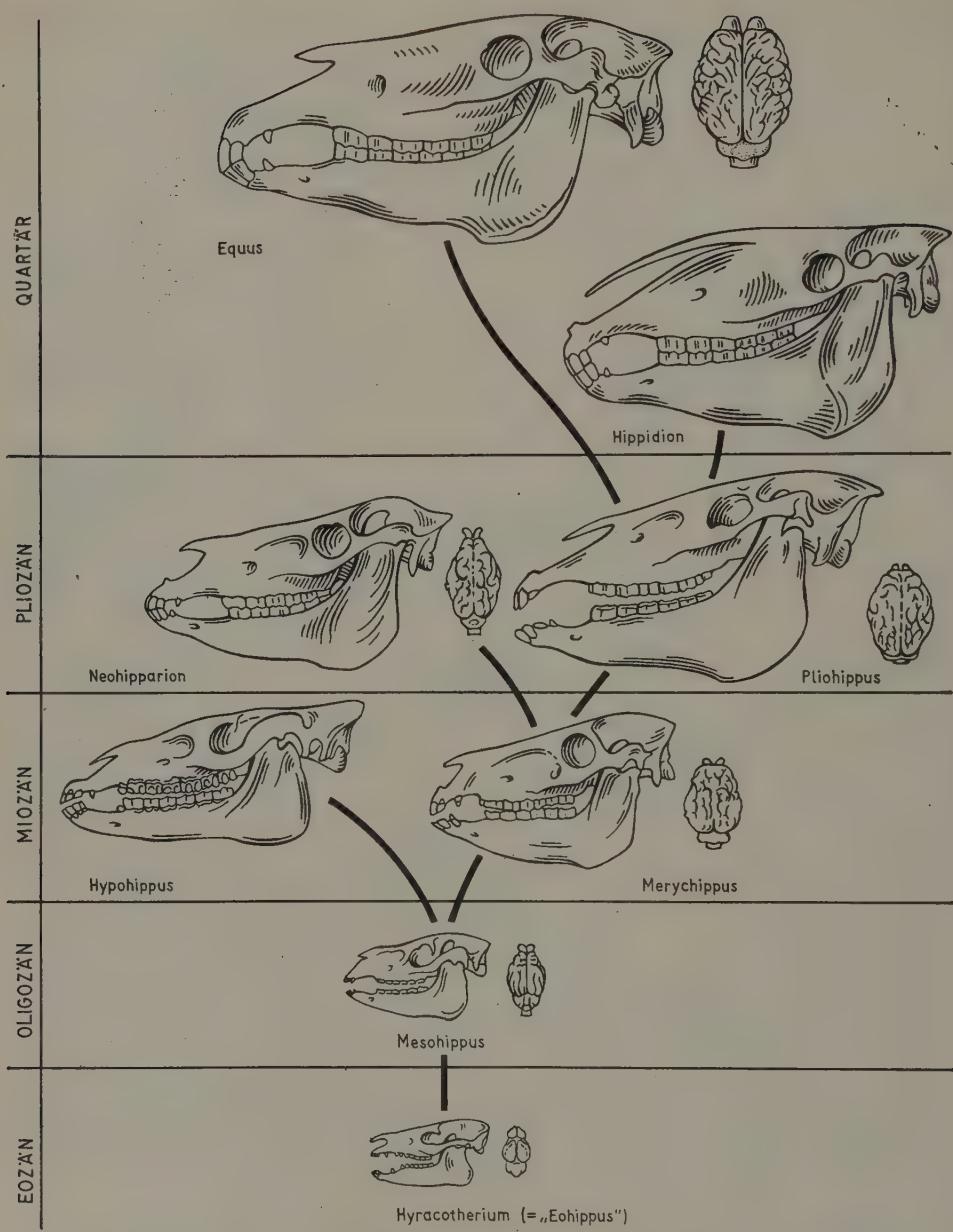


Abb. 106. Die Evolution der Equidae (Schädel und „Gehirn“ = Endocranialausgüsse). Beachte Verlängerung des Fazialschädels in Zusammenhang mit zunehmender Hochkronigkeit der Backenzähne. „Gehirn“ bei *Hyracotherium* sehr primitiv (große Bulbi olfactorii und nur schwach gefurchte Großhirnhemisphären). Maßstäblich verkleinert.

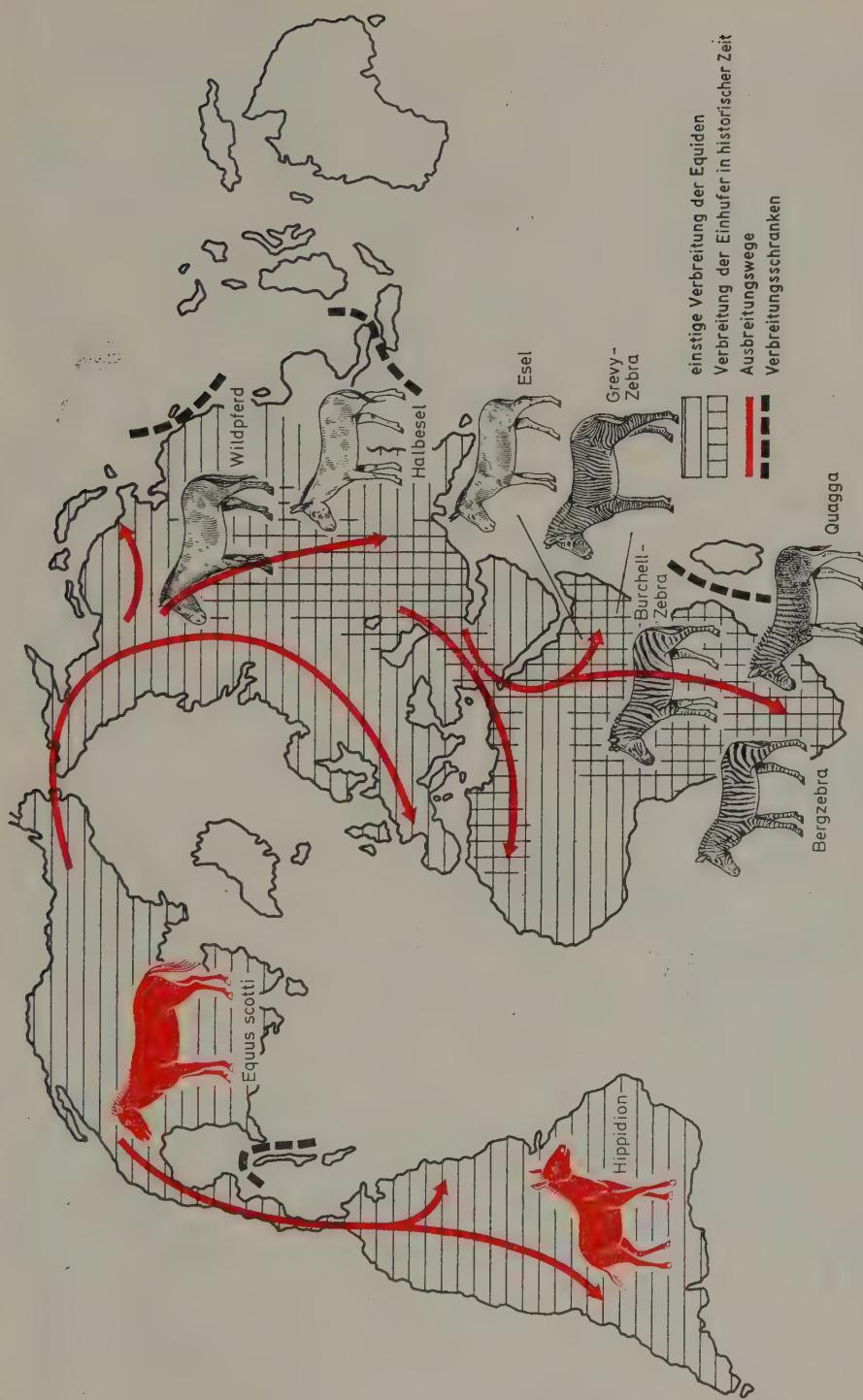


Abb. 107. Einstige und heutige Verbreitung der Einhufer. Maximale Ausbreitung im Pleistozän. Von Nordamerika aus im jüngsten Tertiär bzw. im Pleistozän in die Alte Welt und nach Südamerika gelangt, sind die Einhufer in der Neuen Welt völlig ausgestorben (rote Figuren), während es in Eurasien und Afrika zu starken Arealeinengungen in historischer Zeit gekommen ist.

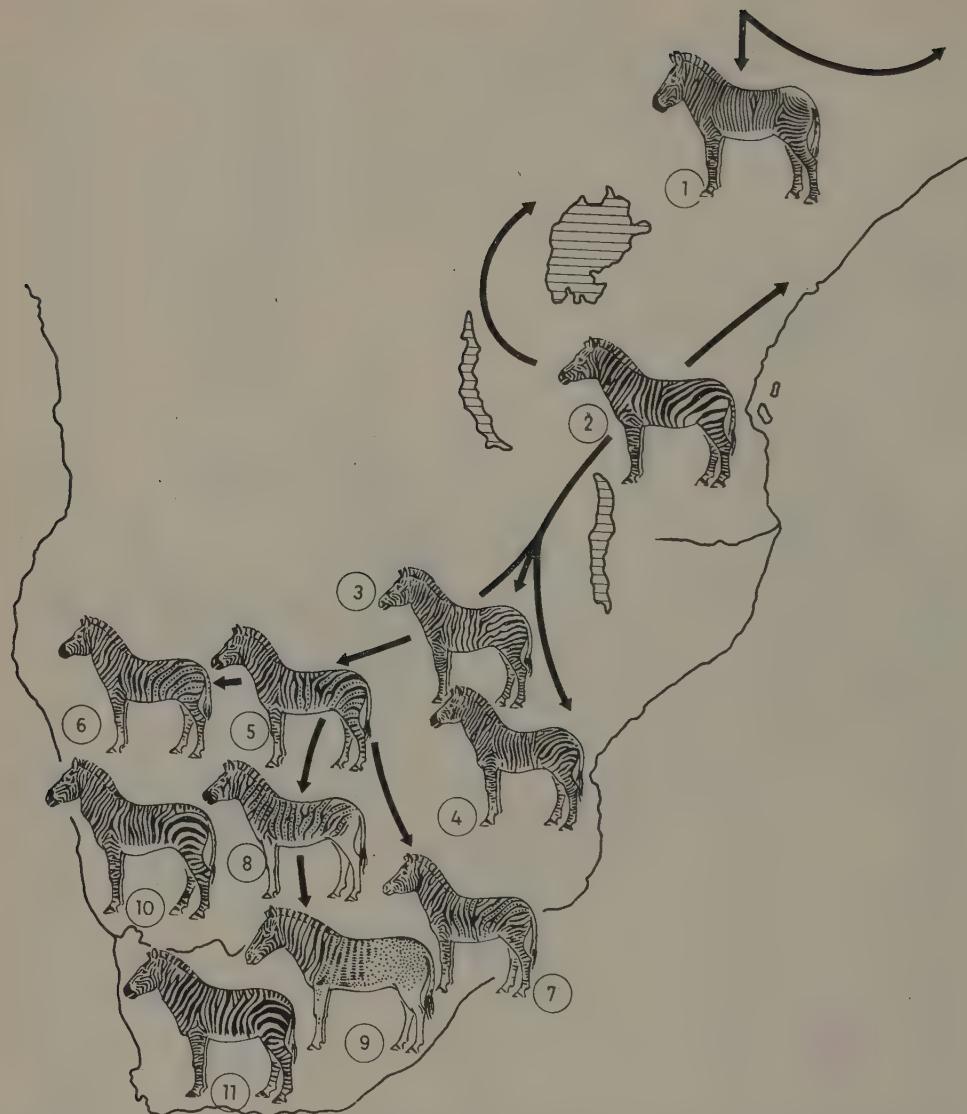


Abb. 108. Die Verbreitung der rezenten Zebras. Innerhalb der Tigerpferde lassen sich drei Arten (-gruppen) unterscheiden. Grevy-Zebra (1), Steppen- (2–9) und Bergzebras (10–11). Grevy-Zebra (1 = *Equus [Dolichohippus] grevyi*) als primitivste Art, Quagga (9) als nach dem Fellmuster spezialisierteste Form innerhalb der Steppenzebras. 2 – *Equus (Hippotigris) quagga böhmi*, 3 – *E. (H.) qu. selousi*, 4 – *E. (H.) qu. foina*, 5 – *E. (H.) qu. chapmani*, 6 und 7 – *E. (H.) qu. antiquorum*, 8 – *E. (H.) qu. burchelli*, 9 – *E. (H.) qu. quagga* (ausgerottet), 10 – *E. (H.) zebra hartmannae*, 11 – *E. (H.) z. zebra*. Die Anordnung entspricht weitgehend der einstigen Verbreitung.

### 2.3.17. Die Schliefer (Hyracoidea)

Die heutigen Schliefer (Procaviidae) sind Überlebende einer einst in Afrika und Eurasien arten- und formenreich entwickelten Säugetiergruppe. Sie kommen mit drei (Unter-)Gattungen (*Procavia*, *Heterohyrax*, *Dendrohyrax*) in weiten Teilen Afrikas, Vorderasiens und der arabischen Halbinsel vor. Ursprünglich wegen ihres entfernt nagezahnähnlichen Vordergebisses als Nagetiere klassifiziert, haben morphologisch-anatomische Untersuchungen und serologische Befunde gezeigt, daß es sich um Angehörige der seinerzeit als Subungulaten zusammengefaßten „Huftiere“ handelt. Die Verwendung des Namens Subungulaten ist nicht ganz gerechtfertigt, weil er von ILLIGER ursprünglich für südamerikanische Nagetiere (Wasserschweine) verwendet wurde. Zu diesen „Subungulaten“ werden auch die Elefanten und die Seekühe gestellt, so daß, so unwahrscheinlich es klingt, die nächsten lebenden Verwandten dieser etwa kaninchengroßen Schliefer die Elefanten sind. Ihre Geschichte konnte durch Fossilfunde aufgehellt werden, doch sind noch verschiedene Fragen offen.

So ist die stammesgeschichtliche Herkunft mangels ältesttertiärer Funde noch nicht geklärt, doch kann über die Ableitung von Urhuftieren (*Condylarthra*) kein Zweifel bestehen. Die verschiedentlich angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen zu Unpaarhufern beruhen auf symplesiomorphen Merkmalen oder auf Parallelerscheinungen (Lophoselenodontie der Molaren, Tridactylie der Extremitäten). Die erdgeschichtlich ältesten Hyracoidea stammen aus dem Mittel-Eozän, doch gestatten erst die altoligozänen Funde nähere taxonomische Aussagen. Immerhin ist damit der Ursprung der Hyracoidea in Afrika wahrscheinlich gemacht, was auch für die übrigen „Subungulaten“ gilt. Die systematische Großgliederung erfolgt nicht einheitlich, indem die Sagatheriiden und die Pliohipraciden verschiedentlich nicht als eigene Familien anerkannt werden. Die tertiärzeitlichen Myohyaciden sind keine Hyracoidea, sondern als Macroscelidea zu klassifizieren (s. o.).

Im älteren Oligozän existierten bereits zwei Stämme (Geniohyidae und „Sagatheriidae“ = Procaviidae) nebeneinander, welche eine längere präoligozäne Vorgeschichte anzeigen. Die oligozänen Geniohyiden (z. B. *Geniohyus*, *Bunohyrax*, *Titanohiprax*) sind langschnauzige Schliefer mit fast vollständigem Gebiß aus brachydonten Backenzähnen. Im Miozän kommt es zur Entstehung tridactyler Großformen (*Megalohiprax*), die als digitigrade Schliefer im Evolutionsniveau mit altoligozänen Palaeotheriiden verglichen werden können. Im Jung-Miozän breiten sich die Hyracoidea mit *Pliohiprax* (= „*Neoschizotherium*“) nach Südeuropa und Asien aus, wo sie mit *Pliohiprax* (einschließlich *Kvabebihyrax*) im Pliozän, mit *Postschizotherium* in Ostasien bis ins Pleistozän nachgewiesen sind. Es waren zumindest tapirgroße Hyracoidea, die im Jungtertiär Afrikas (*Parapliohiprax*) und Eurasiens (*Pliohiprax*) verbreitet waren. In Europa verschwinden sie mit dem Pliozän. Die kurzschnauzigen Hyracoidea erscheinen mit *Sagatherium* gleichfalls bereits im Alt-Oligozän Afrikas (Fayum). *Prahyrax* aus dem Miozän von Südafrika leitet zu *Pliohiprax* über. Die modernen *Procavaria*-Arten sind mit *Procavia transvaalensis* und *P. antiquus* aus dem Pleistozän nachgewiesen. Mit *Gigantohyrax* aus dem Villafranchium Südafrikas ist eine Großform dokumentiert, die für die Annahme spricht, die rezenten Schlieferarten als Zwergformen anzusehen. Der Bau der Extremitäten der heutigen Schliefer zeigt weiter, daß es sich um sekundäre Sohlengänger ähnlich den Meerschweinchen handelt, die von hochbeinigen dreizehigen Laufformen abstammen. Von den rezenten Schliefern ist der Baumschliefer (*Dendrohyrax arboreus*) der west-, zentral- und ostafrikanischen Regen- und Bergwälder die ursprünglichste, der Klippschliefer (*Procavia capensis*) als Bewohner der offenen Landschaft die evolvierteste Art.

### 2.3.18. Die Rüsseltiere (Proboscidea)

Die Rüsseltiere sind gegenwärtig nur mehr durch die Elefanten (Elephantidae) vertreten, die disjunkt in der Paläotropis verbreitet sind. *Loxodonta africana* ist auf die äthiopische, *Elephas maximus* auf die orientalische Region beschränkt. Sie sind die letzten Angehörigen einer einst fast weltweit verbreiteten Säugetierordnung, deren Geschichte durch Fossilfunde gut dokumentiert ist. Das Entstehungsgebiet der Proboscidea ist zweifellos der afrikanische Kontinent, wie es auch für die übrigen „Subungulaten“, nämlich die Schliefer und die Seekühe, anzunehmen ist.

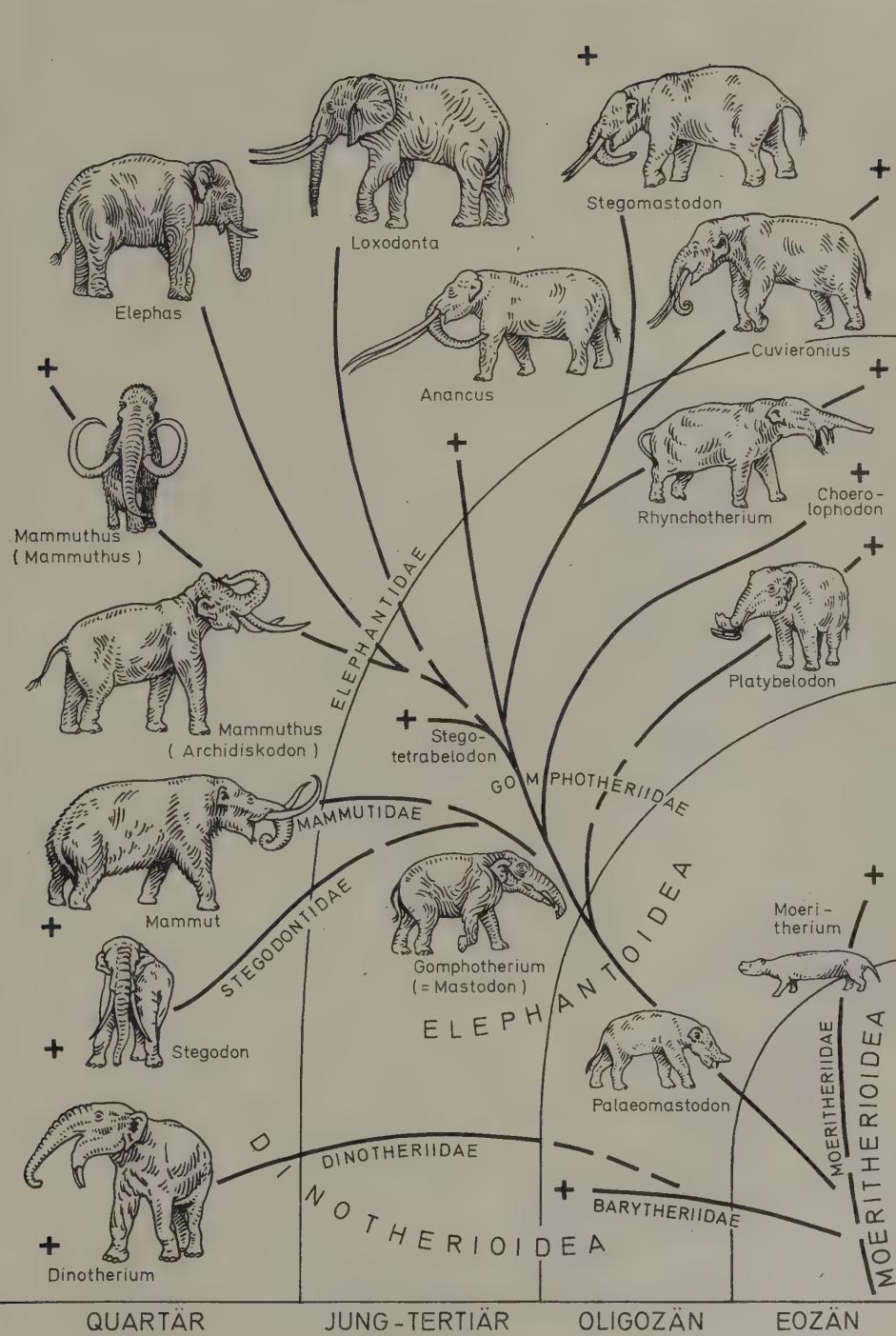
Die Abgrenzung und die systematische Großgliederung der Proboscidea erfolgt nicht ganz einheitlich, indem einerseits die Zugehörigkeit der Moeritherien zu den Proboscidiern, andererseits die Stellung der Barytheriiden zur Diskussion steht. Letztere sind nach den jüngsten, vollständigeren Fossilfunden primitive Angehörige der Dinothereoidea, so daß sich eine Abtrennung als Barytherioidea erübrigkt. Die Moeritherien hingegen werden neuerdings durch TOBIEN und SAVAGE mit den Sirenen in Verbindung gebracht. Sie kommen zweifellos nicht als Stammformen der übrigen Proboscidea in Betracht, sondern sind eher als deren Schwestergruppe zu klassifizieren. Verschiedene Evolutionstendenzen lassen jedoch keinen Zweifel an der Zugehörigkeit zu den Proboscidea aufkommen. Somit ergibt sich die Großgliederung der Proboscidea in die Moeritheroidea, Dinothereoidea (einschließlich „Barytherioidea“) und Elephantoidea (einschließlich „Gomphotherioidea“, „Mastodontoidea“ und „Mammutoidea“) (Abb. 109).

Die erdgeschichtlich ältesten Funde stammen aus dem Mittel- und Jung-Eozän Nordafrikas. Es sind dies Angehörige der Moeritheroidea (Moeritheriidae: *Moeritherium*), die als mittelgroße Säugetiere mit einem stark verlängerten Rumpf, kurzen, fünfzehigen Gliedmaßen und einem niedrigen Schädel ohne Anzeichen eines Rüssels zu charakterisieren sind. Das etwas reduzierte Gebiß (Zahnformel 3 1 3 3/2 0 3 3) zeigt durch die Vergrößerung eines Schneide-Zahnpaares ( $1\frac{1}{2}$ ) jenen auch für die „Mastodonten“ (= Gomphotherien) typischen „trend“, der bei diesen zur Entstehung richtiger Stoßzähne geführt hat. Das Gehirn und der Bau der Gliedmaßen sind proboscidierartig ausgebildet. Da weder eine Reduktion der Hintergliedmaßen feststellbar ist, noch die vergrößerten Schneidezähne jenen der Sirenen homolog sind, sind nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Sirenen auszuschließen. Immerhin sprechen einzelne Schädelmerkmale für eine gemeinsame Wurzelgruppe mit den Sirenen. Die Moeritherien verschwinden mit *Moeritherium trigodon* (= „*andrewsi*“) im Alt-Oligozän wieder.

Die Elephantoidea (einschließlich „Mastodontoidea“) lassen sich in mehrere Stammgruppen (Gomphotheriidae = „Mastodontidae“, Mammutidae, Stegodontidae und Elephantidae) gliedern. Sie zeigen gegenüber den Moeritheroidea und Dinothereoidea eine überraschende Arten- und Formenfülle, die auf mindestens zwei Radiationen zurückgeführt werden kann und die jeweils zu einer fast weltweiten Verbreitung dieser Proboscidea geführt hat. Sie erscheinen mit primitiven Gomphotheriiden (*Palaeomastodon* einschließlich *Phiomia*) im Alt-Oligozän Nordafrikas und waren daher Zeit-

---

Abb. 109. Die Evolution der Rüsseltiere (Proboscidea). Moeritheroidea und Dinothereoidea als stammesgeschichtliche Seitenlinien. Innerhalb der Elephantoidea Radiation der Mastodonten (Gomphotheriidae) vor allem im Jung-Tertiär, jene der Elefanten (Elephantidae) im Plio-Pleistozän. Stegodonten (Stegodontidae) und zygodonte Mastodonten (Mammutidae) als Seitenzweige. Indischer (*Elephas maximus*) und afrikanischer Elefant (*Loxodonta africana*) als einzige rezente Überlebende.



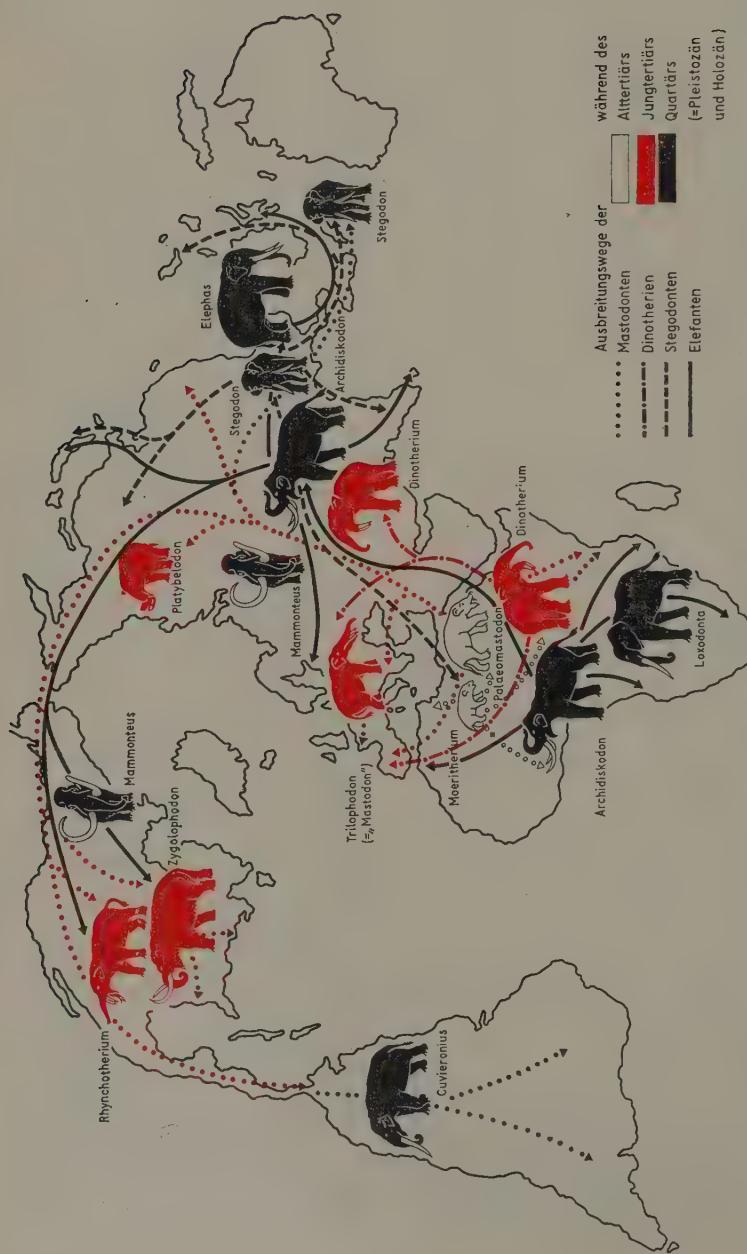


Abb. 110. Einige und jetzige Verbreitung der Rüsseltiere. Während der Eiszeit waren die Proboscidea allen Kontinenten mit Ausnahme Australiens heimisch. Die gegenwärtige disjunkte Verbreitung entspricht eiszeitlichen Reliktsrealen. *Mammontes* = *Mammuthus*, *Zygolophodon* = *Mammuthus*.

genossen von *Moeritherium*. Für diese etwa tapirgroßen Proboscidea sind ein mäßig langer Fazialschädel mit einer gegen die Stirn vergrößerten Nasenöffnung, die auf eine rüsselartig vergrößerte Oberlippe schließen läßt, und ein kurzer und hoher Hirnschädel charakteristisch. Das gegenüber *Moeritherium* stärker reduzierte Gebiß (1 0 3 3/1 0 2 3) besteht aus je einem Paar zu Stoßzähnen vergrößerten Incisiven im Ober- und Unterkiefer und brachydonten, bunodonten Molaren mit der Tendenz zur Bildung von Querjochen. Während MATSUMOTO und TOBIEN nach Unterschieden im Bau und den Proportionen der Molaren eine generische Trennung von *Palaeomastodon* und *Phiomia* und damit die Aufspaltung in eine buno(lopho-)donte und eine zygodonte Linie innerhalb der Gomphotherien bereits im Alt-Oligozän annehmen, ist *Phiomia* nach LEHMANN nur ein Synonym von *Palaeomastodon* und die Trennung der beiden genannten Linien erst im Miozän erfolgt. Palaeomastodonten sind zweifellos die Stammformen der miozänen Gomphotherien. Allerdings fehlen derzeit noch immer die Ahnenformen der Palaeomastodonten.

Im Alt-Miozän erscheint erstmals *Gomphotherium* in Afrika, das noch im jüngsten Alt-Miozän mit dem *G. angustidens*-Formenkreis auch Eurasien erreichte. Innerhalb der buno(lopho-)donten Linie entstehen aus trilophodonten Formen tetralophodonten (*G. [Tetralophodon] longirostris*) im Jung-Miozän. Weiters werden die mandibularen Stoßzähne samt Symphyse reduziert, so daß aus longirostrinen Arten schließlich kurzkiefrige, also brevirostrine Formen entstehen (*Anancus arvernensis* im Plio-Pleistozän), mit denen diese Linie im ältesten Quartär auch ausstirbt. Bei ihnen bleiben die Molaren brachydont, es ist nur eine schwache Erhöhung der Zahnkrone und eine Einlagerung von Zement im Kronenbereich festzustellen. Als gegenläufiger Prozeß zur Reduktion der Unterkieferstoßzähne erfolgte eine Vergrößerung der Unterkieferstoßzähne und damit zugleich die Bildung eines richtigen muskulösen Rüssels.

Im jüngeren Mittel-Miozän gelangte *Gomphotherium* über die Beringbrücke auch nach Nordamerika, wo es gleichfalls zur Entstehung tetralophodonten Arten kam. Im Plio-Pleistozän der Neuen Welt bildete sich aus *Gomphotherium* über *Rhyncotherium* die *Stegomastodon*-Gruppe, die zwar gleichfalls als brevirostrine bunodonte Mastodonten zu bezeichnen sind, ohne daß jedoch der trilophodonte Zustand der vorderen Molaren überwunden wurde. Diese Gomphotherien gelangten im Pleistozän auch nach Südamerika (*Stegomastodon*, *Cuvieronius*), wo sie gegen Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän wieder ausstarben (Abb. 110).

Mit der *Platybelodon*-Gruppe und mit *Choerolophodon* (= „*Synconolophus*“) sind zwei weitere jungtertiäre Linien der bunodonten Mastodonten genannt, von denen erstere auch nach Nordamerika gelangte (*Platybelodon* [= einschließlich *Torynobelodon*], *Amebelodon* [= „*Serbelodon*“]). Es sind dies die sog. Schaufelzähner, deren Unterkieferstoßzähne schaufelartig verbreitet waren. Fraglich ist nicht nur die Abgrenzung der primitiven *Platybelodonten* vom *Gomphotherium angustidens*-Formenkreis (*Protananaia macinnesi* = ? *Platybelodon*), sondern auch, ob es nur einmal oder mehrmals unabhängig voneinander zur Entstehung derartiger Schaufelzähner gekommen ist. Es sind teils tri-, teils tetralophodonten Formen (z. B. *Amebelodon*). Die *Choerolophodon*-Gruppe, die im Mio-Pliozän im südlichen Eurasien (Mittelmeergebiet, Süd-Asien) und in Afrika verbreitet war, hat anscheinend aus klimatischen Gründen die Neue Welt nicht erreicht.

Eine weitere tetralophodonte Linie, bei der zunächst der longirostrine Unterkiefer beibehalten wird, bilden die Stegotetrabelodontinen (*Stegotetrabelodon*) des Mio-Pliozäns Afrikas. Im Plio-Pleistozän erfolgt eine rasche Rückbildung der Stoßzähne und der langen Symphyse von *St. syrticus* über *St. orbus* zu *Stegodibelodon* des Villafranchium. Bei der letztgenannten Art sind die I inf. völlig rückgebildet. Da auch der Bau der Molaren eine Vermehrung der Joche zeigt, werden die Stegotetrabelodontinen

durch MAGLIO auch als primitive Angehörige der Elephantiden klassifiziert. Ihnen fehlt jedoch die Hypsodontie der Molaren, abgesehen davon, daß sie bereits wegen des erdgeschichtlichen Alters nicht als die Stammformen der Elefanten in Betracht kommen.

Wie bereits oben erwähnt, spaltet sich spätestens im Miozän der zygodonte Stamm (Mammuthidae) von den bunodonten Gomphotherien ab. Mit *Zygolophodon* (= „*Turicetus*“) *turicensis* im Miozän und *Mammut borsoni* im Plio-Pleistozän sind die wichtigsten altweltlichen Vertreter genannt. Während sie in der Alten Welt im ältesten Quartär ausstarben, überlebten sie in Nordamerika mit *M. americanus* bis ins Post-Pleistozän. Es sind durchwegs trilophodonte Proboscidea, deren Endformen jedoch gleichfalls brevirostrine Typen mit völlig rückgebildeten Unterkieferstoßzähnen darstellen. Sie gelangten allerdings nicht nach Südamerika.

Als Abkömmlinge von zygodonten Mastodonten sind die plio-pleistozänen Stegodonten (Stegodontidae) zu erwähnen, die einst als Stammformen der Elefanten angesehen wurden. Es sind elefantengroße brevirostrine Proboscidea mit brachydonten Molaren, die den „trend“ zur Jochvermehrung zeigen. Da die Prämolaren völlig reduziert sind und die Molaren keine Anzeichen einer Hypsodontie erkennen lassen, kommen sie auch aus rein morphologischen Gründen nicht als Ahnen der Elefanten in Betracht. Die einzige Gattung *Stegodon* hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Pleistozän in Süd- und Südostasien, ist jedoch auch aus Vorderasien, Nord- und Ostafrika bekannt geworden. Sie waren Bewohner der Tropen und Subtropen. Nordamerika haben sie, ähnlich den Dinothereien (s. u.) und den choerolophodonten Gomphotherien, aus klimatischen Gründen nicht erreicht. Es lassen sich mehrere Linien (Sbg. *Stegodon*, *Platystegodon* und *Sulcicephalus*) unterscheiden. Im Osten haben sie sich nicht nur bis Südhina, Taiwan und Japan, sondern auch nach Indonesien (einschließlich Sulawesi [= Celebes] und Timor) und den Philippinen ausgebrettet. Aus dem Pleistozän der südostasiatischen Inselwelt (Luzon, Sulawesi [= Celebes], Flores, Timor) sind verschiedene Zwergformen (z. B. *St. luzonensis*, *St. sompoensis*, *St. trigonocephalus florensis*) bekannt geworden.

Die Elefanten (Elephantidae) sind Angehörige der erdgeschichtlich jüngsten Radiation der Proboscidea, die im Plio-Pleistozän erfolgte und zu einer neuerlichen Ausbreitung der Rüsseltiere führte. Wichtigster Evolutionsfortschritt ist die Ausbildung von hypsodonten Lamellenzähnen, wodurch die Elefanten auch die offene Savannen- und Steppenlandschaft „erobern“ konnten. Als erdgeschichtlich älteste Elephantiden-gattung gilt nach MAGLIO *Primelephas* aus dem Jung-Miozän Ostafrikas. Sie bestätigt durch die subhypodonten Molaren und die kleinen I inf. die Herkunft von bunolophodonten Gomphotherien und kann zugleich als Wurzelgruppe der übrigen Elefanten angesehen werden, unter denen drei Hauptlinien (*Mammuthus*-, *Loxodonta* und *Elephas*-Gruppe) zu unterscheiden sind.

Die Mammut-Gruppe (*Mammuthus* = „*Mammonteus*“) erscheint mit *M. subplanifrons* und *M. (Archidiskodon) africanavus* im Pliozän in Afrika, mit *M. (A.) gromovi* im Alt-Villafranchium in Südeuropa. Von der holarktisch verbreiteten Art *M. (A.) meridionalis* lassen sich die alt- und neuweltlichen Mammute (*M. [Mammuthus] primigenius* und *M. [M.] columbi*) ableiten. In Eurasien vermittelt *M. arméniacus* (= „*trogontherii*“) morphologisch und zeitlich zwischen *M. meridionalis* und dem jungpleistozänen *M. primigenius*. In Nordamerika, wo sie im Late Kansan (= Early Irvingtonian = ? Mindel) erscheinen, ist *M. imperator* der Vorläufer von *M. columbi*. Die jungpleistozänen Mammute waren richtige Kaltsteppenformen. Sie starben im frühen Holozän aus.

Die *Loxodonta*-Gruppe erscheint mit *L. adaaurora* im Mittel-Pliozän von Afrika. Es ist eine primitive Art mit rudimentären Incisiven in der Symphysenregion des

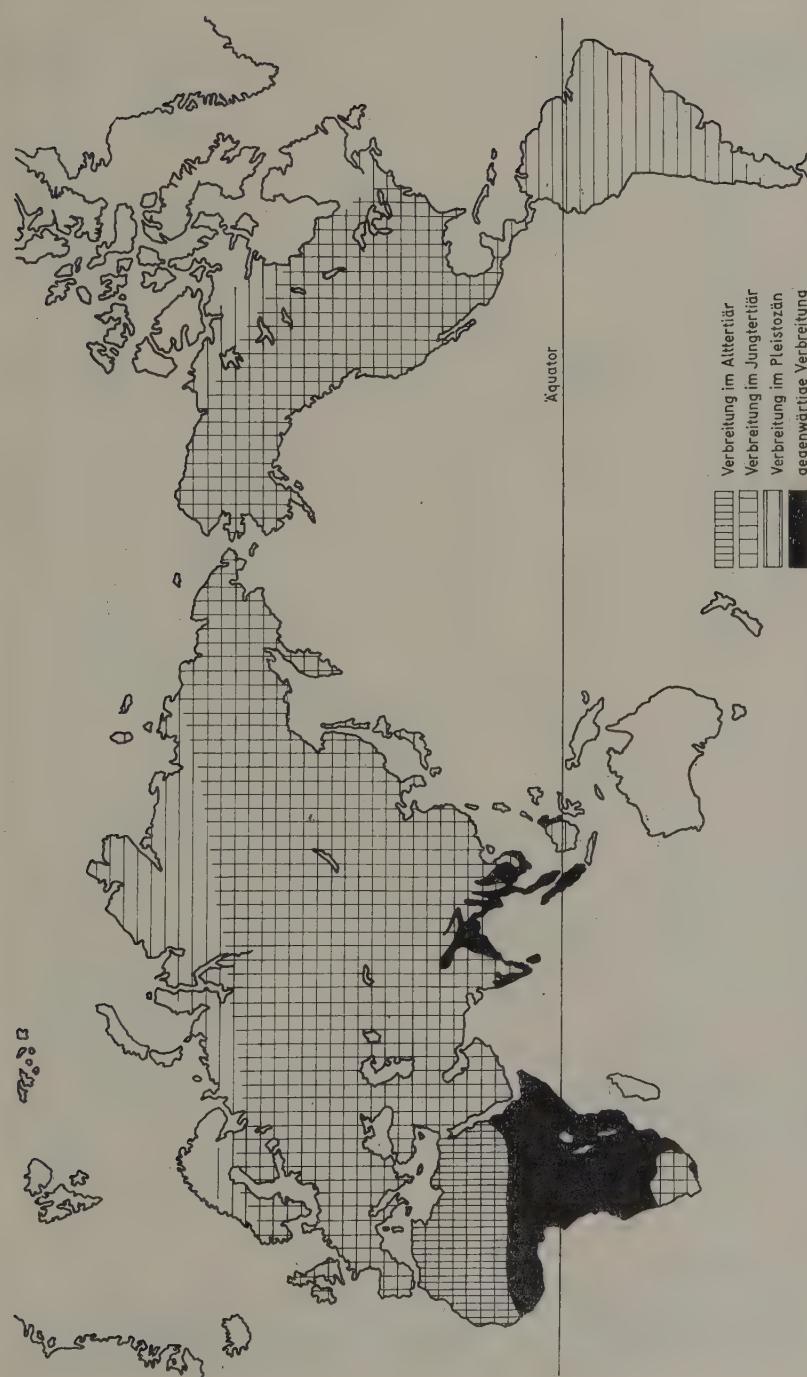


Abb. 111.<sup>5</sup> Urheimat und Ausbreitungsweg der Rüsseltiere. Im Alt-Tertiär in Afrika entstanden, gelangten die Dinothereen und Mastodonnen im älteren Miozän nach Eurasien, letztere im Mittel-Miozän über die Beringbrücke auch nach Nordamerika, um im Pleistozän sogar Südamerika zu erreichen. Südasien als Radiationszentrum der Stegodonten im Plio-Pleistozän, Afrika als jenes der Elefanten, die im Pleistozän auch in Eurasien und Nordamerika weit verbreitet waren.

Unterkiefers, wie es in ähnlicher Weise auch von *Archidiskodon* bekannt ist. Von *Loxodonta adaurora* lässt sich nicht nur *L. atlantica* des Pleistozäns, sondern auch *L. africana* ableiten. *L. africana* war noch in historischer Zeit in Nordafrika (Atlasländer) verbreitet.

Innerhalb der Gattung *Elephas* lassen sich nach MAGLIO mehrere Linien unterscheiden. Die *Elephas*-Gruppe erscheint mit *Elephas ekorensis* im Pliozän Afrikas. Die afrikanische Linie („*Palaeoloxodon*“-Gruppe) führt über *E. recki* zu *E. iolensis*, der im Jung-Pleistozän ausstirbt. Einem Seitenzweig gehören die Waldelefanten (*Elephas [Palaeoloxodon] namadicus* = „*antiquus*“) Eurasiens an, aus denen sich auf Mittelmeerinseln (Sizilien, Malta, Kreta, Zypern, Rhodos, Tilos) Zwergformen entwickelten (*E. namadicus falconeri*, *E. n. melitensis*, *E. n. mnaidriensis*), die im Jung-Pleistozän bzw. örtlich anscheinend erst im Holozän ausstarben. Verschiedentlich lässt sich die schrittweise Verzwergung während des Pleistozäns feststellen. Auf Sizilien waren Zwergelefanten (*E. n. mnaidriensis* und *E. n. falconeri*) bereits vor dem Tyrrhennien 2, also vor der letzten Warmzeit, heimisch.

In Asien ist es der über *Elephas hysudricus* zu *E. maximus* verlaufende Stamm, der mit *E. planifrons*, *E. platycephalus* und *E. hysudrindicus* mehrere, im Pleistozän wieder ausgestorbene Seitenlinien hervorbrachte. *E. hysudricus* erreichte auch Taiwan. Mit *E. celebensis* ist nach HOOIJER eine altpleistozäne insulare Zwergform von Sulawesi (= Celebes) mit verschiedenen altertümlichen Merkmalen bekannt geworden. *Elephas maximus* war noch in (prä-)historischer Zeit viel weiter verbreitet als gegenwärtig (z. B. Kalimantan [= Borneo], Vorderasien, Mesopotamien, Syrien).

Die **Dinotherioidea** sind durch das Fehlen von Oberkieferstoßzähnen und die nach abwärts gekrümmten mandibularen Stoßzähne sowie durch die ausgesprochen bilophodonten Molaren als eigene Gruppe innerhalb der Proboscidea ausgewiesen. Der flache Schädel lässt auf einen gut entwickelten Rüssel, die tetradactylen Extremitäten auf eine eher cursoriale Anpassung schließen. Die stammesgeschichtliche Herkunft der erstmals im älteren Miozän Afrikas und Eurasiens mit *Dinotherium* (einschließlich *Prodinotherium*) auftretenden Dinotheriidae war bis vor kurzem völlig ungeklärt. Wie vollständige Skelettfunde von *Barytherium* (Barytheriidae) aus dem Alt-Tertiär Nordafrikas vermuten lassen, dürfte die Wurzel der Dinotherien innerhalb dieser afrikanischen Proboscidea zu suchen sein. Die Barytheriiden wurden bisher meist als Angehörige einer eigenen Unterordnung (Barytherioidea) klassifiziert. Entsprechend der nunmehrigen Kenntnis und der stammesgeschichtlichen Verknüpfung erscheint die Zuordnung der Barytherien zu den Dinotherioidea gerechtfertigt.

Innerhalb der Gattung *Dinotherium* lässt sich eine Größenzunahme von den geologisch ältesten Formen (*D. hobleyi*, *D. bavaricum*, *D. pentapotamiae*) über *D. giganteum* des jüngeren Miozäns bis zu den pliozänen Endformen (*D. gigantissimum* = *proavum*) in Eurasien feststellen. In Afrika starben die Dinotherien erst während des Pleistozäns (*D. bozasi* = „*hopwoodi*“) aus. Die Dinotherien haben wie die Stegodonten vermutlich aus klimatischen Gründen die Neue Welt nicht erreicht.

In ihrer Gesamtheit bilden die Proboscidea das Beispiel einer Säugetierordnung, innerhalb derer es durch mehrfache Radiationen zur fast weltweiten Verbreitung kam und die mit ihren rezenten Arten auf ein disjunktes Schrumpfareal beschränkt ist (Abb. 111).

### 2.3.19. Die Seekühe (Sirenia)

Die Seekühe sind pflanzenfressende, wasserbewohnende Säugetiere mit zu Schwimmflossen umgestalteten Vordergliedmaßen und reduzierten Hinterextremitäten. Sie sind gegenwärtig nur durch wenige Arten vertreten, die als Angehörige der Manatis

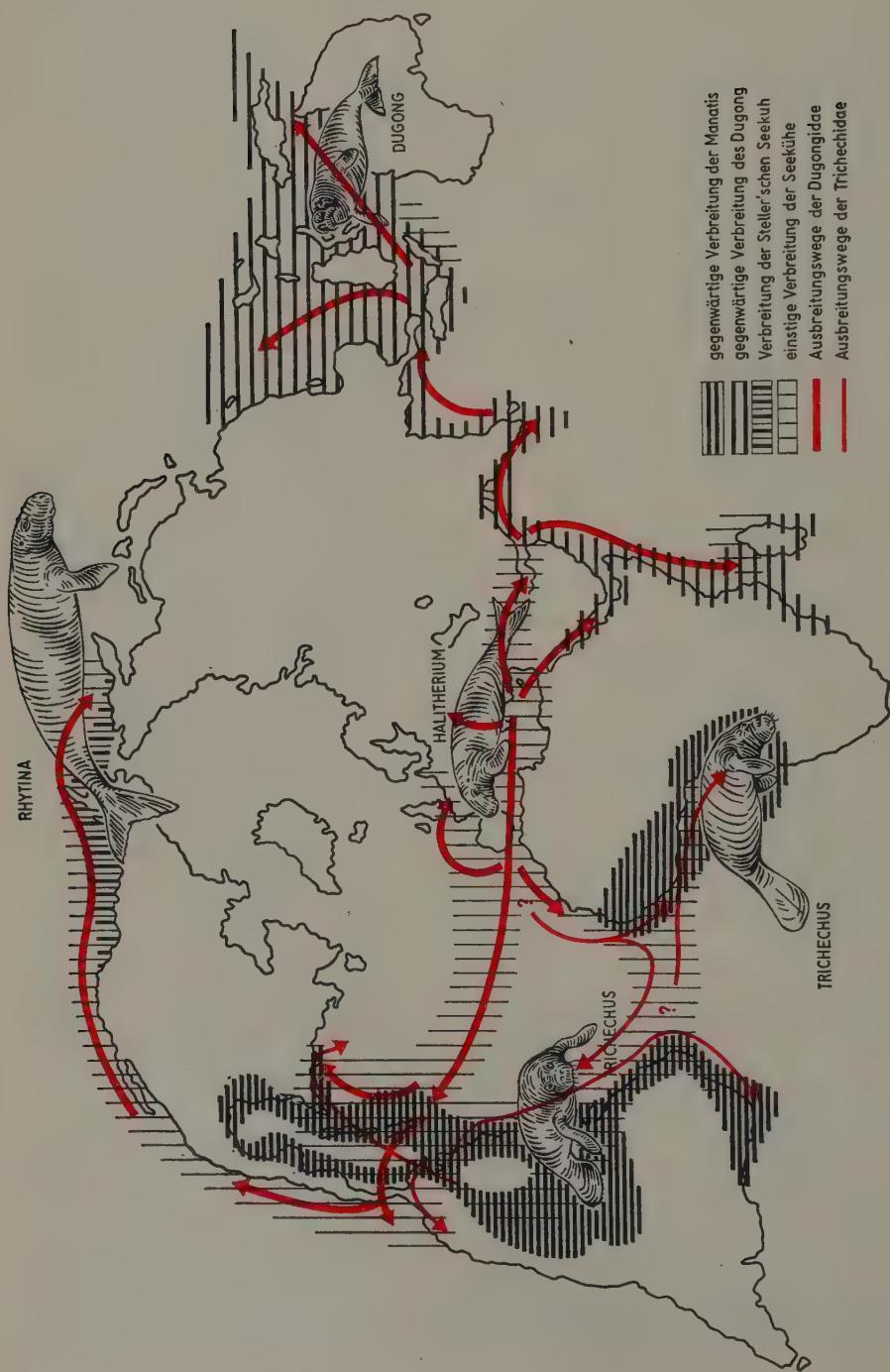
oder Rundschwanzsirenen (Trichechidae) und der Gabelschwanzsirenen (Dugongidae) klassifiziert werden. Ihr Verbreitungsgebiet ist, wenn man von dem der in historischer Zeit ausgerotteten Stellerschen Seekuh absieht, praktisch auf marine Küstengewässer und Flüsse der tropischen Klimazone beschränkt. Die Sirenen sind Abkömmlinge primitiver Huftiere, die nach morphologisch-anatomischen und entwicklungsphysiologischen Kriterien als Angehörige der „Subungulaten“ zu klassifizieren sind. Damit ist die basale Verwandtschaft mit den Proboscidiern gegeben, als deren Schwestergruppe sie angesehen werden können, sofern man diese Rolle nicht den Moeritherien zuschreibt.

Die erdgeschichtlich ältesten Sirenen sind aus dem Mittel-Eozän der Tethys bekannt (*Prorastomus* von Jamaika, *Sirenavus* aus Ungarn). Es sind primitive Sirenen, die nach ihrer Merkmalskombination als Angehörige einer eigenen Familie (Prorastomidae) zu bewerten sind. Vollständiges Gebiß (3 1 5 3/3 1 5 3), gestrecktes Rostrum, nicht geknickte Mandibel, kleine Incisiven, eine den Condylarthren ähnliche Gehörregion, die Verlagerung der knöchernen Nasenöffnungen an die Schädeloberseite und die beginnende Pachyostose am Gehirnschädel sind typisch für diese Sirenen, die der Stammgruppe der übrigen Sirenen zweifellos sehr nahestehen.

Von diesen kommen die Gabelschwanzsirenen (Dugongidae) gegenwärtig mit nur einer Art (*Dugong dugon*) im Roten Meer und in den Küstengewässern des Indischen Ozeans und des westlichen Pazifiks vor. Die Stellersche Seekuh (*Hydrodamalis* [= „*Rhytina*“] *J gigas*) ist im 18. Jahrhundert, nur wenige Jahrzehnte nach ihrer Entdeckung in der Bering-See (Kupfer-Insel und Kommandeur-Inselgruppe), ausgerottet worden. Die erdgeschichtlich ältesten Dugongiden erscheinen gleichfalls im Mittel-Eozän mit *Eotheroides* (= „*Eotherium*“ einschließlich *Eosiren* und *Archaeosiren*) und *Protosiren* im Tethysbereich (Nordafrika). Mit *Prototherium* und *Libya* sind weitere primitive Angehörige der Dugongiden aus dem Eozän genannt, bei denen teilweise bereits die Knickung des Rostrums und die Vergrößerung des I<sup>1</sup> angedeutet ist. Es waren, wie postcraniale Skelettreste zeigen, bereits Wasserbewohner. Innerhalb der posteozaenen Dugongiden sind die Halitheriinae, Metaxytheriinae (= „*Rhytiniae*“ = „*Halianassinae*“) und die Dugonginae zu unterscheiden. Die oligo-miozänen Halitheriinen (*Halitherium* und *Anomotherium* im Oligozän, *Thalattosiren* im Miozän) waren vom Atlantik bis in den Indik (Madagaskar) verbreitet und mit *Thalattosiren* auch in der Paratethys heimisch. Die Metaxytherien (*Metaxytherium* = „*Hesperosiren*“, *Felsinotherium*), bei denen die Tendenz zur Rückbildung der Stoßzähne besteht, haben sich im Miozän von der mediterranen Tethys über den Atlantik und die damalige Panamastraße bis in den nördlichen Pazifik ausgebreitet (*M. jordani*, *M. vanderhoofi*) und über *Dusisiren* die Stellersche Seekuh hervorgebracht. *Hydrodamalis* wird erstmalig aus dem Pliozän von Kalifornien und Japan angegeben. *Hydrodamalis gigas* war im Jung-Pleistozän vor der Küste von Kalifornien verbreitet, als sie bereits eine kühl-stenotherme Riesenform mit völlig reduziertem Gebiß war. Reste von *Dugong* sind bisher nur aus holozänen Ablagerungen bekannt. „*Indosiren*“ aus Java ist für eine nähere Aussage zu spärlich dokumentiert.

Die Verbreitung der Dugongiden spiegelt die paläogeographische Situation während des Tertiärs deutlich wider. Sie macht nicht nur die Ausbreitung über die Panamastraße verständlich, sondern auch die durch die Unterbrechung der Verbindung zum Indo-Pazifik unmöglich gewordene Wiederbesiedlung des Mittelmeeres (Abb. 112).

Die zweite rezente Familie, die Manatis oder Rundschwanzsirenen (Trichechidae), sind gegenwärtig mit drei Arten disjunkt verbreitet (*Trichechus manatus*: Karibik einschließlich Florida; *Tr. inunguis*: Südamerika und *Tr. senegalensis*: Westafrika). Ihre Fossilgeschichte ist nur sehr dürftig dokumentiert. Die ältesten, sicheren Manatis sind mit *Potamosiren* als Süßwasserform aus dem Miozän Südamerikas bekannt.



gegenwärtige Verbreitung der Manatis  
 gegenwärtige Verbreitung des Dugong  
 Verbreitung der Steller'schen Seekuh  
 einstige Verbreitung der Seekuh  
 Ausbreitungswege der Dugongidae  
 Ausbreitungswege der Trichechidae

*Potamosiren* kommt wegen des etwas reduzierten Gebisses nicht als Stammform der rezenten Manatis in Betracht. *Ribodon* ist eine *Trichechus* nahestehende Gattung aus dem Pleistozän Südamerikas. Manatis konnten bisher nicht von der Pazifikküste Nord- und Südamerikas nachgewiesen werden, was nach ihrem gegenwärtigen Verbreitungsbild etwas erstaunlich erscheint, sofern man nicht von der Annahme ausgeht, die Manatis seien ursprünglich Süßwasserbewohner gewesen. Dies läßt sich wiederum mit einer gemeinsamen Wurzelgruppe aller Sirenen nur schwer in Einklang bringen. Hier sind noch weitere Fossilfunde notwendig, um die Verbreitungsgeschichte dieser Säugetiere schreiben zu können.

### 2.3.20. Die Röhrenzähner (Tubulidentata)

Die Röhrenzähner sind gegenwärtig nur durch eine einzige Art (*Orycteropus afer*) als Angehörige der Erdferkel (Oryctopodidae) vertreten. Sie sind heute diskontinuierlich auf Afrika südlich der Sahara beschränkt. Die stammesgeschichtliche Herkunft der ursprünglich wegen der mit der Myrmecophagie in Zusammenhang stehenden Anpassungserscheinungen als Zahnarme klassifizierten Tubulidentaten kann zwar im Prinzip als geklärt gelten, doch fehlen derzeit noch entsprechende Fossilfunde, um eine Verbreitungsgeschichte zu schreiben.

Das Erdferkel steht unter den rezenten Säugetieren zwar völlig isoliert, doch lassen morphologisch-anatomische Merkmale Beziehungen zu altertümlichen Huftieren erkennen. Gewisse Ähnlichkeiten mit den neuweltlichen Zahnarmen und den altweltlichen Schuppentieren sind entweder Konvergenzerscheinungen oder beruhen auf gemeinsamen Primitivmerkmalen. COLBERT und auch PATERSON, der sich in jüngster Zeit mit der Fossilgeschichte der Tubulidentaten befaßt hat, weisen auf Übereinstimmungen mit Urhuftieren (Condylarthra) hin, ohne daß jedoch eine bestimmte Gruppe unter den Condylarthren (Arctocyonoidea, Meniscotheriidae?) namhaft bzw. eine Angabe über die Urheimat gemacht werden kann.

Die erst in jüngster Zeit von SIMONS & GINGERICH geäußerte Vermutung, daß die Ptolemaiiden (*Ptolemaia*) aus dem Oligozän Ägyptens mit den Stammformen der Tubulidentaten verwandt seien, bedarf noch einer besseren Fossildokumentation. Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, würde bedeuten, daß die Röhrenzähner in Afrika entstanden sind, ähnlich wie die Proboscidea, Hyracoidea und die catarrhinen Affen.

Durch weitere Fossilfunde läßt sich die Geschichte der Tubulidentaten nunmehr bis in das ältere Miozän zurückverfolgen. Vermeintliche Reste alttertiärer Erdferkel (z. B. *Tubulodon* aus dem Alt-Eozän von Nordamerika, *Palaeorycteropus* und *Archaeorycteropus* aus dem Alt-Tertiär Europas) sind nicht auf Tubulidentaten zu beziehen, was möglicherweise auch für ein auf *Orycteropus* bezogenes zahnloses Kieferfragment aus dem Mittel-Miozän des Kaukasusgebietes gilt. Die ältesten Oryctopodidenreste

Abb. 112. Die einstige und gegenwärtige Verbreitung der Seekühe (Sirenia) und ihre Entstehung. Gabelschwanzsirenen (Dugongidae) mit typischer Tethysverbreitung. Im Alt-Tertiär vom Mittelmeer bis in die Karibik verbreitet, gelangten sie (*Metaxytherium*) im Jung-Tertiär durch die Panamastrasse in den östlichen und nördlichen Pazifik, um sich dort über *Dusitiren* im Miozän zu richtigen Kaltwasserformen (Stellersche Seekuh = *Hydrodamalis*) zu entwickeln. Heutiges Verbreitungsgebiet der Dugongidae auf den Indik und südwestlichen Pazifik beschränkt. Entstehungsgebiet der Rundschwanzsirenen oder Manatis (Trichechidae) wahrscheinlich im Atlantico-Karibik gelegen. „*Rhytina*“ = *Hydrodamalis*.

(*Myorycteropus*) stammen aus dem Alt-Miozän Ostafrikas (Rusinga-Insel). Die Grabanpassungen im Skelett sind ausgeprägter als bei *Orycteropus*. *Myorycteropus* dokumentiert das hohe erdgeschichtliche Alter der Tubulidentata und macht zugleich ihren afrikanischen Ursprung wahrscheinlich. Im Jung-Miozän haben sich die Erdferkel mit *Orycteropus* nach Europa und West- und Südasien ausgebreitet. Sie waren auch noch im Pliozän in Südeuropa (*O. depereti*) und Anatolien (*O. pottieri* = ? *depereti*) heimisch. In jüngster Zeit hat PATTERSON aus dem Pliozän Ostafrikas (Lothagam, Kenya) ein primitives Erdferkel (*Leptonycteropus gulielmi*) mit vollständigem Gebiß und geringen Grabanpassungen im Extremitätsknochen beschrieben, das als Angehörige einer eigenen Linie innerhalb der Oryctopodiden anzusehen ist und spätestens im Oligozän von der zu *Orycteropus* führenden Linie abgespalten sein muß. *Leptonycteropus* hat nicht die Anpassungen für die Myrmecophagie erworben und kann als Modellform primitiver Tubulidentaten angesehen werden. Sie bestätigt zugleich die einst etwas größere Formenfülle der Tubulidentaten.

Quartäre Funde sind bisher nur aus der äthiopischen Region (Afrika: *Orycteropus*; ? Madagaskar: *Plesiorycteropus*) bekannt geworden. Sollte die Zuordnung von *Plesiorycteropus* zu den Erdferkeln zutreffen, so wäre eine frühzeitige Einwanderung in Madagaskar und mit PATTERSON eine frühe Abspaltung dieser als Plesioryctopodinae zu klassifizierenden Linie anzunehmen. *Plesiorycteropus madagascariensis* ist, wie PATTERSON gezeigt hat, erst in geschichtlicher Zeit ( $^{14}\text{C}$ -Daten von Ampasambazimba 1035 ± 50 Jahre) ausgestorben. *Plesiorycteropus* lässt eine von *Orycteropus* abweichende Spezialisierung der Kaumuskulatur erkennen, wodurch Ähnlichkeiten mit Schuppentieren vorhanden sind. Dies gilt auch für posteraniale Skelettelemente (die eine arboricole Lebensweise nicht ausschließen), deren Zugehörigkeit zu *Plesiorycteropus* jedoch nicht gesichert ist. Vom afrikanischen Festland sind im Quartär nur Arten von *Orycteropus* bekannt geworden. Verbreitungsgeschichtlich ist das Vorkommen von Erdferkeln im Jung-Pleistozän oder ältesten Holozän der Sahara interessant.

Der Rückgang der Tubulidentaten im jüngeren Känozoikum dürfte möglicherweise auf Konkurrenz durch andere myrmecophage Säuger (z. B. Schuppentiere, Erdwolf) zurückzuführen sein. Nach dem derzeitigen Kenntnisstand sind die Tubulidentaten eine altafrikanische Säugetiergruppe, die im Jung-Tertiär vorübergehend auch im südlichen Eurasien heimisch war.

### 3. Übersicht über das System der Säugetiere

(samt geographischer Verbreitung der einzelnen Familien)

	SA	NA	EU	AF	AU	O
<b>U-Kl.: Prototheria (i. w. S.)</b>						
+ O.: <b>Triconodonta</b>						?
Fam.: Triconodontidae . . . . .						
+ O.: <b>Docodonta</b>						
Fam.: Morganucodontidae . . . . .						
Fam.: Docodontidae . . . . .						
+ O.: <b>Multituberculata</b>						
Fam.: Paulchoffattiidae . . . . .						
Fam.: Ptilodontidae . . . . .						
Fam.: Ectypodidae . . . . .						
Fam.: Cimolodontidae . . . . .						
Fam.: Plagiaulacidae . . . . .						
Fam.: Cimolomyidae . . . . .						
Fam.: Eucosmodontidae . . . . .						
Fam.: Taeniolabididae . . . . .						
Incertae sedis:						
Fam.: Haramiyidae . . . . .						
O.: <b>Monotremata</b>						
Fam.: Ornithorhynchidae . . . . .						
Fam.: Tachyglossidae						
(= „Echidnidae“) . . . . .						
<b>U-Kl.: Theria (i. w. S. = Orthotheria)</b>						
+ O.: <b>Symmetrodonta</b>						
? Fam.: Kuehneotheriidae . . . . .						
Fam.: Spalacotheriidae . . . . .						
Fam.: Amphidontidae . . . . .						
+ O.: <b>Pantotheria</b>						
Fam.: Amphitheriidae . . . . .						
Fam.: Peramuridae . . . . .						
Fam.: Paurodontidae . . . . .						
Fam.: Dryolestidae . . . . .						
Fam.: ? Aegialodontidae . . . . .						
Theria incertae sedis:						

SA = Südamerika, NA = Nordamerika (und Antillen), EU = Eurasien, AF = Afrika,  
AU = Australien, O = ozeanische Verbreitung. ——— = rezent, —— = fossil

<sup>1)</sup> Die hier gegebene Klassifikation der Säugetiere gibt die Ansichten des Verf. über die Gliederung dieser Wirbeltiergruppe wieder.

	SA	NA	EU	AF	AU	O
+ Fam.: Endotheriidae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Pappotheriidae . . . . .		—	—			
+ Fam.: Deltatheridiidae . . . . .		—	—	—		
I-Kl.: Metatheria						
O.: Marsupialia						
Fam.: Didelphidae . . . . .	—	—	—	—		
+ Fam.: Pediomyidae . . . . .		—	—			
+ Fam.: Stagodontidae (= „Didelphodontidae“) . . . . .		—	—			
+ Fam.: Caroloameghinidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Necrolestidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Borhyaenidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Thylacosmilidae . . . . .	—	—				
Fam.: Caenolestidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Polydolopidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Groeberiidae . . . . .	—	—				
+ Fam.: Argyrolagidae . . . . .	—	—				
Fam.: Dasyuridae (einschl. Myrmecobiidae) . . . . .					—	
Fam.: Thylacinidae . . . . .					—	
Fam.: Myrmecobiidae . . . . .					—	
Fam.: Peramelidae . . . . .					—	
Fam.: Notoryctidae . . . . .					—	
+ Fam.: Wnyardiidae . . . . .					—	
Fam.: Phalangeridae (einschl. Petauridae, Tarsipedidae, Burra- myidae und Thylacoleonidae) . . .				—	—	
Fam.: Phascolarctidae . . . . .					—	
Fam.: Vombatidae . . . . .					—	
Fam.: Macropodidae . . . . .					—	
+ Fam.: Diprotodontidae . . . . .					—	
I-Kl.: Eutheria (= Placentalia)						
O.: Insectivora						
Fam.: Tenrecidae . . . . .					—	
Fam.: Chrysochloridae . . . . .					—	
+ Fam.: Leptictidae . . . . .					—	
?+ Fam.: Paroxyclaenidae . . . . .					—	
+ Fam.: Adapisoricidae . . . . .					—	
+ Fam.: Nyctitheriidae . . . . .					—	
Fam.: Erinaceidae . . . . .					—	
+ Fam.: Dimyliidae . . . . .					—	
+ Fam.: Nesophontidae . . . . .			—	—	—	
Fam.: Soricidae . . . . .			—	—	—	
Fam.: Talpidae (einschl. Proscalopi- dae) . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Apternodontidae . . . . .			—	—		
Fam.: Solenodontidae . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Apatemyidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Mixodectidae . . . . .			—	—		
?+ Fam.: Microsyopidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Pantolestidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Pentacodontidae . . . . .			—	—		

<sup>1)</sup> Sulawesi (Celebes), Timor.<sup>2)</sup> Antillen.

	SA	NA	EU	AF	AU	O
+ O. Anagalida						
Fam.: Anagalidae . . . . .				—	—	
Fam.: Zalambdalestidae . . . . .				—	—	
Fam.: Pseudictopidae . . . . .				—	—	
Fam.: Eurymyidae . . . . .				—	—	
? Fam.: Didymoconidae . . . . .				—	—	
O.: Macroselidea						
Fam.: Macroscelididae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Myohyracidae . . . . .				—	—	
O.: Scandentia						
Fam.: Tupaiidae . . . . .			?	—	—	
O.: Primates						
+ Fam.: Plesiadapidae . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Carpolestidae . . . . .			—	—	—	
?+ Fam.: Picodontidae . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Paromomyidae . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: „Anaptomorphidae“ . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Omomyidae . . . . .			—	—	—	
+ Fam.: Adapidae (= Notharctidae)			—	—	—	
Fam.: Cheirogaleidae . . . . .				—	—	
Fam.: Lemuridae . . . . .				—	—	
Fam.: Daubentonidae . . . . .				—	—	
Fam.: Indridae (einschl. Archaeolemuridae) . . . . .				—	—	
Fam.: Lorisidae . . . . .				—	—	
Fam.: Tarsiidae (einschl. Necrolemuridae) . . . . .				—	—	
Fam.: Callithrichidae . . . . .				—	—	
Fam.: Cebidae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Parapithecidae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Oreopithecidae . . . . .				—	?	
Fam.: Pongidae . . . . .				—	—	
Fam.: Hylobatidae . . . . .				—	—	
Fam.: Cercopithecidae . . . . .				—	—	
O.: Dermoptera						
+ Fam.: Plagiomenidae . . . . .				—	—	
Fam.: Cynocephalidae . . . . .				—	—	
(= Galeopithecidae) . . . . .				—	—	
O.: Chiroptera						
Fam.: Pteropodidae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Icaronycteridae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Archaeonycteridae . . . . .				—	—	
+ Fam.: Palaeochiropterygidae . . . . .				—	—	
Fam.: Nycteridae . . . . .				—	—	
Fam.: Megadermatidae . . . . .				—	—	
Fam.: Rhinolophidae . . . . .				—	—	
Fam.: Hipposideridae . . . . .				—	—	
Fam.: Phyllostomatidae . . . . .				—	—	?
Fam.: Desmodontidae . . . . .				—	—	
Fam.: Myzopodidae . . . . .				—	—	
Fam.: Thyropteridae . . . . .				—	—	
Fam.: Natalidae . . . . .				—	—	1

1) Madagaskar.

	SA	NA	EU	AF	AU	O
Fam.: Furipteridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Molossidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Mystacinidae . . . . .	—	—	—	—	—	2)
Fam.: Vespertilionidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Rhinopomatidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Emballonuridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Noctilionidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
O.: Edentata						
Fam.: Dasypodidae (einschl. Pelte-						
philidae und Stegotheriidae) . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Palaeopeltidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Glyptodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Bradypodidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Mylodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Megatheriidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Megalonychidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Entelopsidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Myrmecophagidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
O.: Pholidota						
?+ Fam.: Metacheiromyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
?+ Fam.: Epoicotheriidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Manidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ O.: Taeniodonta						
Fam.: Stylinodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
O.: Rodentia						
+ Fam.: Paramyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Ischyromyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Sciuravidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Cylindrodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Protoptychidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Aplodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Mylagaulidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Sciuridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Ctenodactylidae (einschl. Tataro-						
myidae) . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Castoridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Eutypomyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Heteromyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Geomyidae . . . . .	—	—	—	—	—	?
+ Fam.: Eomyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Pedetidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Anomaluridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
+ Fam.: Theridomyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
(einschl. Pseudosciuridae)						
Fam.: Gliridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Seleviniidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Cricetidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Arvicolidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Muridae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Rhizomyidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Spalacidae . . . . .	—	—	—	—	—	—
Fam.: Zapodidae . . . . .	—	—	—	—	—	—

1) Neuseeland.

	SA	NA	EU	AF	AU	O
Fam.: Dipodidae . . . . .				—	—	—
Fam.: Erethizontidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Octodontidae . . . . .	—	—	—			
F m.: Echimyidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Capromyidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Myocastoridae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Ctenomyidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Abrocomidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Chinchillidae . . . . .	—	—	—			
+ Fam.: Eocardiidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Caviidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Hydrochoeridae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Dasyprotidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Dinomyidae . . . . .	—	—	—			
+ Fam.: Elasmodontomyidae (= „Heptaxodontidae“) . . . . .	—	—	—			
Fam.: Hystricidae . . . . .	—	—	—			
+ Fam.: Phiomyidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Thryonomyidae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Petromuridae . . . . .	—	—	—			
Fam.: Bathyergidae . . . . .	—	—	—			
O.: Carnivora						
+ Fam.: Miacidae . . . . .	—	—	—	—	—	?
Fam.: Mustelidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Procyonidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Ailuropodidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Amphicyonidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Ursidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Canidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Felidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Viverridae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Hyaenidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Otariidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Odobenidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Phocidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ O.: Hyenaenota						
? Fam.: Palaeoryctidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Oxyaenidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Hyaenodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	
O.: Lagomorpha						
Fam.: Leporidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Ochotonidae . . . . .	—	—	—	—	—	
O.: Artiodactyla						
+ Fam.: Diacodectidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Dichobunidae (einschl. Homacodontidae und Achaenodontidae) . . . . .	—	—	—	—	—	?
+ Fam.: Cebocoeridae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Mixtotheriidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Choeropotamidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Leptochoeridae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Entelodontidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Anthracotheriidae . . . . .	—	—	—	—	—	
+ Fam.: Anoplotheriidae . . . . .	—	—	—	—	—	
Fam.: Hippopotamidae . . . . .	—	—	—	—	—	

	SA	NA	EU	AF	AU	O
Fam.: Suidae . . . . .						
Fam.: Tayassuidae						
(= Dicotylidae) . . . . .	====	====	====			
+ Fam.: Xiphodontidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Caenotheriidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Agrichoeridae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Merycoidodontidae . . . . .			—	—		
Fam.: Camelidae (einschl. Oromerycidae) . . . . .	====	====	====	====		
+ Fam.: Protoceratidae . . . . .	—	—	====	====		
Fam.: Tragulidae . . . . .			====	====		
+ Fam.: Hypertragulidae . . . . .	—	—	====	====		
+ Fam.: Amphimerycidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Leptomerycidae . . . . .			—	—		
Fam.: Gelocidae . . . . .			—	—	?	
+ Fam.: Cervidae (einschl. Moschidae)	====	====	====	====		
+ Fam.: Dromomerycidae . . . . .	—	—	—	—		
+ Fam.: Palaeomerycidae . . . . .			—	—		
Fam.: Giraffidae . . . . .			—	—		
Fam.: Antilocapridae (einschl. Merycodontidae) . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Bovidae . . . . .	====	====	====	====		
O.: Cetacea						
+ Fam.: Protocetidae . . . . .	?	—	—	—		
+ Fam.: Dorudontidae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Basilosauridae . . . . .			—	—		
+ Fam.: Cetotheriidae . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Eschrichtiidae . . . . .			—	—	?	
Fam.: Balaenidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Balaenopteridae . . . . .	====	====	====	====		
+ Fam.: Agorophiidae . . . . .	—	—	—	—		
+ Fam.: Squalodontidae (einschl. „Patriocetidae“ und „Microzeuglodontidae“) . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Platanistidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Iniidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Ziphiidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Physeteridae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Monodontidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Stenidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Delphinidae . . . . .	====	====	====	====		
Fam.: Phocaenidae . . . . .	====	====	====	====		
+ Fam.: Eurhinodelphidae . . . . .	—	—	—	—		
+ Fam.: Aerodelphidae . . . . .	—	—	—	—		
+ Fam.: Hemisyntrachelidae . . . . .	—	—	—	—		
+ O.: Condylartha						
Fam.: Arctocyonidae . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Mesonychidae . . . . .	—	—	—	—	?	
Fam.: Phenacodontidae . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Hyopsodontidae . . . . .	?	—	—	—		
Fam.: Didolodontidae . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Meniscotheriidae . . . . .	—	—	—	—		
Fam.: Peritychidae . . . . .	—	—	—	—		
+ O.: Tillodontia						
Fam.: Esthonychidae . . . . .	—	—	—	—		

	SA	NA	EU	AF	AU	O
--	----	----	----	----	----	---

<b>O.: Tubulidentata</b>						
?+ Fam.: Ptolemaiidae . . . . .					— — —	
Fam.: Orycteropodidae . . . . .					— — —	
+ <b>O.: Litopterna</b>						
Fam.: Proterotheriidae . . . . .	— — —					
Fam.: Macraucheniiidae (einschl. Adianthidae) . . . . .	— — —					
+ <b>O.: Notoungulata</b>						
? Fam.: Arctostylopidae . . . . .		— — —		— — —		
Fam.: Henricosborniidae . . . . .	— — —					
Fam.: Notostylopidae . . . . .	— — —					
Fam.: Oldfieldthomasiidae . . . . .	— — —					
Fam.: Archaeopithecidae . . . . .	— — —					
Fam.: Isotemnidae . . . . .	— — —					
Fam.: Homalodotheriidae . . . . .	— — —					
Fam.: Leontiniidae . . . . .	— — —					
Fam.: Notohippidae . . . . .	— — —					
Fam.: Toxodontidae . . . . .	— — —	— —				
Fam.: Interatheriidae . . . . .	— — —					
Fam.: Mesotheriidae . . . . .	— — —					
Fam.: Hegetotheriidae . . . . .	— — —					
Fam.: Archaeohyracidae . . . . .	— — —					
Fam.: Pyrotheriidae . . . . .	— — —					
+ <b>O.: Astrapotheria</b>						
Fam.: Astrapotheriidae . . . . .	— — —					
+ <b>O.: Trigonostylopoidea</b>						
Fam.: Trigonostylopidae . . . . .	— — —					
<b>O.: Perissodactyla</b>						
+ Fam.: Isectolophidae . . . . .	— — —	— — —				
+ Fam.: Helaletidae (einschl. Hyrachyidae) . . . . .	— — —	— — —				
+ Fam.: Deperetellidae . . . . .		— — —				
+ Fam.: Lophialetidae . . . . .		— — —				
+ Fam.: Lophiodontidae . . . . .		— — —				
Fam.: Tapiridae . . . . .	— — —	— — —	— — —			
+ Fam.: Hyracodontidae . . . . .	— — —	— — —	— — —			
+ Fam.: Indricotheriidae . . . . .		— — —				
+ Fam.: Amynodontidae . . . . .		— — —				
Fam.: Rhinocerotidae . . . . .		— — —	— — —	— — —		
Fam.: Equidae . . . . .		— — —	— — —	— — —		
+ Fam.: Palaeotheriidae . . . . .			— — —			
+ Fam.: Brontoatheriidae . . . . .			— — —			
+ Fam.: Eomoropidae . . . . .			— — —			
+ Fam.: Chalicotheriidae . . . . .			— — —			
+ <b>O.: Pantodonta</b>						
Fam.: Bemlambdidae . . . . .			— — —			
Fam.: Pantolambdidae . . . . .		— — —				
Fam.: Barylambdidae . . . . .		— — —				
Fam.: Titanoideidae . . . . .		— — —				
Fam.: Coryphodontidae . . . . .		— — —	— — —			
+ <b>O.: Dinocerata</b>						
Fam.: Prodinoceratidae . . . . .		— — —	— — —			
Fam.: Uintatheriidae . . . . .		— — —	— — —			
Fam.: Gobiatheriidae . . . . .		— — —	— — —			
+ <b>O.: Xenungulata</b>						

	SA	NA	EU	AF	AU	O
Fam.: Carodniidae . . . . .	- - -					
+ O.: <b>Desmostylia</b>						
Fam.: Cornwalliidae . . . . .	- - -	- - -				
Fam.: Desmostyliidae . . . . .	- - -	- - -				
O.: <b>Hyracoidea</b>						
+ Fam.: Geniohyidae . . . . .			- - -			
+ Fam.: Plioxyracidae . . . . .		- - -				
Fam.: Procaviidae . . . . .		====	====			
+ O.: <b>Embrithopoa</b>						
Fam.: Arsinoitheriidae . . . . .	D	W	W	- - -		
O.: <b>Proboscidea</b>						
+ Fam.: Moeritheriidae . . . . .		- - -				
+ Fam.: Gomphotheriidae						
(= Mastodontidae) . . . . .	- - -	- - -	- - -			
+ Fam.: Stegodontidae . . . . .		- - -				
Fam.: Elephantidae . . . . . ?		====	====			
+ Fam.: Dinotheriidae . . . . .	D	W	W	- - -		
+ Fam.: Barytheriidae . . . . .		- - -				
O.: <b>Sirenia</b>						
+ Fam.: Prorastomidae . . . . .	W	- - -	- - -			
Fam.: Dugongidae (= Halicoridae) .	====	====	====	====		
Fam.: Trichechidae (= Manatidae) .	====	====	====	====		

## 4. Literaturhinweise

### 4.1. Allgemeine Tiergeographie

BLANFORD, W. T.: The African element in the Fauna of India; a criticism of Mr. Wallace's view. Ann. Mag. Natur. Hist. (4) **18**, 277—294, London 1876.

— Anniversary address to the Geological society. Proc. geol. Ass. London, 43—110, London 1890.

DARLINGTON, P. J.: The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. Quart. Rev. Biol. **23**, 1—26, 105—123, 1948.

— Zoogeography. The geographical distribution of animals. XI + 675, New York and London (Wiley) 1957.

— Area, climate, and evolution. Evolution **13**, 448—510, 1959.

FLEROV, K. K.: Some problems of Paleozoogeography. Paleont. J. 1964, No. 3, 15—22, Moskau 1964.

GEORGE, W.: Animal geography. VI + 142, London (Heinemann) 1962.

GILL, Th.: On the geographical distribution of fishes. Ann. Magaz. Natur. Hist. (4) **15**, 251—255, London 1875.

HEILPRIN, A.: On the value of the "Nearctic" as one of the primary zoological regions. Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia, 316—334, Philadelphia 1882.

— The geographical and geological distribution of animals. XII + 435, New York (Appleton) 1887.

HENNIG, W.: Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. Beitr. Entom. **10**, 221—329, 1960.

HUXLEY, T. H.: On the classification and distribution of the Alectoromorpha and Heteromorpha. Proc. Zool. Soc. 1868, 294—319, London 1868.

ILLIES, J.: Einführung in die Tiergeographie. VIII + 91, Stuttgart (G. Fischer) 1971.

KRAUS, O.: Mittelamerika — Bindeglied zweier Faunenreiche? Umschau **64**, 718—722, 1964.

LATTIN, G. DE: Grundriß der Zoogeographie. 1—602, Jena (G. Fischer) 1967.

LEMÉE, G.: Précis de Biogéographie. 1—358, Paris (Masson et Cie.) 1967.

LYDEKKER, R.: A geographical history of mammals. XII + 400, Cambridge (Univ. Press) 1896.

— Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere. 2. Aufl., 1—545, Jena 1901.

MAYR, E.: Wanderung oder Ausbreitung? Zool. Geogr. **4**, 18—20, 1941.

— History of North American bird fauna. Wilson Bull. **58**, 3—41, 1946.

MEISENHEIMER, J.: Zoogeographie. Hdb. Naturwiss. **10**, 2. Aufl., 969—1002, Jena (G. Fischer) 1935.

NIETHAMMER, G.: Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. 1—319, Hamburg (Parey) 1963.

— und H. KRAMER: Tiergeographie. (Bericht über die Jahre 1957—1964.) Fortschr. d. Zool. **18**, 1—138, Stuttgart (Fischer) 1966.

REINIG, W. F.: Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. Jena (G. Fischer) 1937.

SCHMARDIA, L. K.: Die geographische Verbreitung der Thiere. VII + 755, Wien (Gerold & Sohn) 1853.

SCHMIDT, K. P.: Faunal realms, regions, and provinces. Quart. Rev. Biol. **29**, 322—331, 1954.

SCLATER, P. L.: On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *J. Linnean Soc. London Zool.* **2**, 130—145, London 1858.

SCLATER, W. L., and Ph. L. SCLATER: The geography of mammals. **XVIII + 335**, London (Kegan Paul, Trench, Trübner & Co.) 1899.

SEDLAG, U.: Die Tierwelt der Erde. **1—200**, Leipzig (Urania-Verlag) 1972.

TROUESSART, E. L.: La géographie zoologique. **XI + 338**, Paris (Bailliere) 1890.

WALLACE, A. R.: The geographical distribution of animals, with a study of the relationships of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. **2 vol. I—1148**, London 1876 (Reprint 1962).

WOODBURY, A. M.: Principles of general Ecology. **VIII + 503**, New York (Blakiston) 1954.

WRIGHT, H. E., and D. G. FREY (eds.): The Quaternary of the United States. **VII. Congr. Intern. Assoc. Quatern. Res., X + 922**, Princeton (Univ. Press) 1965.

#### 4.2. Paläogeographie und Stratigraphie

ADIE, R. J.: Geological evidence on possible Antarctic land connections. In: GRESSIT, J. L. (ed.): Pacific Basin Biogeography. **455—463**, Honolulu (Bishop Mus. Press) 1963.

ALEXEJEVA, L. J.: La faune des mammifères villafranchiens en Europe de l'Est. *Mém. Bur. Rech. géol. minière.* **78**, Ve Congr. Néogène médit. Lyon 1971, 53—57, Paris 1974.

ANDERSON, A. H.: Die Drift der Kontinente. **1—191**, Wiesbaden (Brockhaus) 1971.

ANGENHEISTER, G.: Der gegenwärtige Stand der paläomagnetischen Forschung. *Geol. Rundschau* **46**, 87—99, Stuttgart 1957.

ARLDT, Th.: Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. **I., 2. Aufl., XVIII + 1005**, Berlin (Borntraeger) 1938.

AUDLEY-CHARLES, M. G.: Mesozoic paleogeography of Australasia. *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.* **2**, 1—25, Amsterdam 1966.

BARBOT DE MARNY, N. P.: Die sarmatische Stufe der Miozänformation. — *Bergbauzeitschr.* **3**, Petersburg 1867.

BEHRENSMEYER, A. K.: The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. Compar. Zool.* **146** (10), 473—578, Cambridge 1975.

BENDA, L., J. E. MEULENKAMP and A. VAN DE WEERD: Biostratigraphic correlations in the Eastern Mediterranean Neogene. *Newsletter Stratigr.* **6**, 117—130, Berlin 1977.

BERGGREN, W. A.: A Cenozoic time-scale — some implications for regional geology and paleobiogeography. *Lethaia* **5**, 195—215, Oslo 1972.

— and J. A. VAN COUVERING: The Late Neogene. Biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 million years in marine and continental séquences. *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.* **16**, 1—216, Amsterdam 1974.

BERZI, A., J. MICHAUX, J. H. HUTCHINSON and E. LINDSAY: The Arondelli local fauna, an assemblage of small vertebrates from the Villafranchian stage near Villafranca d'Asti, Italy. *C.M.N.S. Proc. IV Sess. Bologna 1967*, *G. Geol.* **35**, 133—136, 1970.

BEURLEN, K.: Die geologische Entwicklung des Atlantischen Ozeans. *Geotekton. Forschg.* **46**, 1—69, Stuttgart 1974.

BISHOP, W. W., J. A. MILLER and F. J. FITCH: New potassium-argon age determinations relevant to the Miocene fossil mammals sequence in East Africa. *Amer. J. Sci.* **267**, 669—699, New Haven 1969.

BLACKETT, P. M. S., E. BULLARD and S. K. RUNCORN: A symposium on Continental drift. *Philos. Transact. Royal Soc.* **258**, A, No. 1088, X + 323, London 1965.

BROWN, D. A., K. S. W. CAMPBELL and K. A. W. CROOK: The geological evolution of Australia and New Zealand. **1—420**, Oxford, London, New York (Pergamon Press) 1968.

BRUNDIN, L.: On the real nature of transantarctic relationships. *Evolution* **19**, 496—505, 1965.

BULLARD, E. C.: Continental drift. *Quart. J. geol. Soc.* **120**, No. 477, 1—33, London 1964.

CREER, K. M.: Preliminary palaeomagnetic measurements from South America. *Ann. Geophysique* **14**, 373—390, 1958.

— Palaeomagnetic data and Du Toit's reconstruction of Gondwanaland. *Nature* **204**, 369—370, London 1964.

- An expanding earth? *Nature* **205**, No. 4971, 539–544, London 1965.
- Die Expansion der Erde. *Umschau* **67**, 13–16, Frankfurt 1967.
- E. IRVING, A. E. M. NAIRN and S. K. RUNCORN: Palaeomagnetic results from different continents and their relation to the problem of continental drift. *Ann. Géophys.* **14**, 492–501, 1958.
- CURTIS, G. H.: Potassium-argon date for early Villafranchian Villafranchian of France. *Amer. Geophys. Union Trans.* **46**, 178 (Abstr.), 1965.
- CURTIS, G. M., C. T. DRAKE and W. HAMPEL: Age of KBS tuff in Koobi Fora Formation, East Rudolf, Kenya. *Nature* **258** (5534), 395–398, London 1975.
- DAAMS, R., M. FREUDENTHAL and A. VAN DE WEERD: Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newsletter Stratigr.* **6**, 42–55, Berlin 1977.
- DARLINGTON, P. J.: Drifting continents and late Paleozoic geography. *Proc. Nation. Acad. Sci.* **52**, 1084–1081, 1964.
- DÖNGES, J.: Ein Beitrag der Parasitologie zur Kontinentdrift-Theorie. *Umschau* **67**, 564–565, Frankfurt 1967.
- EVERNDEN, J. F., and R. K. S. EVERNDEN: The cenozoic time scale. In: HARPER, C. T. (ed.): *Geochronology and radiometric dating of rocks and minerals*. *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.* **124**, 71–90, Washington 1973.
- and G. T. JAMES: Potassium-argon dates and the Tertiary floras of North America. *Amer. J. Sci.* **262**, 945–974 (1964).
- D. E. SAVAGE, G. H. CURTIS and G. T. JAMES: Potassium-argon dates and the Cenozoic Mammalian chronology of North America. *Amer. J. Sci.* **262**, 145–198, 1964.
- BUTZER, K. W.: Late Glacial and Postglacial Climatic variation in the Near East. *Erdkunde* **9**, 21–35, 1957.
- Studium zum vor- und frühgeschichtlichen Landschaftswandel der Sahara und Levante seit dem klassischen Altertum II. Das ökologische Problem der Neolithischen Felsbilder der östlichen Sahara. *Abh. Akad. Wiss. Liter. Mainz, math.-naturw. Kl.*, No. 1, 1–49, 1958.
- CALDER, N.: Erde – ruheloser Planet. 1–168, Bern (Hallwag) 1972.
- CAVELLIER, C.: La limite Eocène-Oligocène en Europe occidentale. *Res. princ. résult. scient. & techn. Serv. géol. nation. pour 1976*, 26–27, Paris (B. R. G. M.) 1976.
- et Ch. POMÉROL: Proposition d'une échelle stratigraphique standard pour le Paléogène. *Newsletter Stratigr.* **6**, 56–65, Berlin 1977.
- CHABBAR-AMEUR, R., J. J. JAEGER and J. MICHAUX: Radiometric age of early Hippocrate fauna in Northwest Africa. *Nature* **261**, 38–39, London 1976.
- CICHA, J., V. FAHLBUSCH und O. FEJFAR: Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* **140**, 129–145, Stuttgart 1972.
- COLBERT, E. H.: Wandering lands and animals. XIII + 325. London (Hutchinson) 1974.
- COOKE, H. B. S.: Plio-Pleistocene deposits and mammalian faunas of Eastern and Southern Africa. *Mém. Bur. Rech. géol. minér.* **78**, Ve Congr. Néogène médit. Lyon 1971, 99–108, Paris 1974.
- COX, A.: Plate tectonics and geomagnetic reversals. 1–702, San Francisco (Freeman) 1973.
- and R. R. DOELL: Review of palaeomagnetism. *Bull. geol. Soc. Amer.* **71**, 645–768, 1960.
- COX, C. B.: Migrating marsupials and drifting continents. *Nature* **226**, No. 5247, 767–770, London 1970.
- FAHLBUSCH, V.: Report on the International symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. *Newsletter Stratigr.* **5** (2/3), 160–167, Berlin-Stuttgart 1976.
- FEJFAR, O.: Plio-Pleistocene mammal sequences. *Quat. Glac. North-Hemisph. IGCP, Proj. 73/1/24, Rept. 3*, 351–366, Prag 1976.
- FLOHN, H.: Kontinental-Verschiebungen, Polwanderung und Vorzeitklima im Lichte paläomagnetischer Meßergebnisse. *Naturwiss. Rundschau* **12**, No. 10, 375–384, Stuttgart 1959.
- FRENZEL, B.: Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. I. u. II. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Literat. Jg.* 1959, No. **13**, 1–165, Jg. 1960, No. 6, 1–167, Wiesbaden 1960.
- FURON, R.: La Paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. 1–105, Paris 1959.

GILL, E. D.: The paleogeography of Australia in relation to the migrations of marsupials and men. *Trans. N. Y. Acad. Sci.* (2) **28**, 5–14, 1965.

GINSBURG, L.: Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage: l'Orléanien. *Bull. Les Naturalistes Orléanais* (3) **18**, 3–11, 1975.

GLEASSNER, M. F.: Isolation and communication in the geological history of the Australian fauna. In: LEEPER, G. W. (ed.): *The evolution of living organisms*. 142–249, Melbourne (Univ. Press) 1962.

GLEN, W.: Continental Drift and plate tectonics. IV + 188. Columbus (Merrill Publ. Comp.) 1975.

HALLAM, A.: A revolution in the Earth sciences. From Continental Drift to Plate tectonics. IV + 127. Oxford (Clarendon) 1973.

— (ed.): *Atlas of Paleobiogeography*. XII + 531. Amsterdam (Elsevier) 1973.

HARRINGTON, H. J.: Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* **46**, 1773–1814, 1962.

— Geology and morphology of Antarctica. In: MIEGHEM, J. VAN, and P. VAN OYE (eds.): *Bio-geography and ecology in Antarctica*. Monogr. Biol. **15**, 1–71, The Hague (Junk) 1965.

HERSHKOVITZ, P.: Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. In: WENZEL, R. L., and V. J. TIPTON (eds.): *Ectoparasites of Panama*. 725–751, Chicago (Field Mus. Natur. Hist.) 1966.

HILGENBERG, O. C.: Rekonstruktion der Kontinente für Karbon, Perm und Kreide nach paläomagnetischen Messungen. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* **124**, 254–258, Stuttgart 1966.

— Die Paläogeographie der expandierenden Erde vom Karbon bis zum Tertiär nach paläomagnetischen Messungen. *Geol. Rundschau* **55**, 878–924, Stuttgart 1966.

HÖGBOM, A. G.: Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem. *Bull. geol. Inst. Univ. Upsala* **14**, 241–260, Uppsala 1917.

HOPKINS, D. M.: Cenozoic history of the Bering land bridge. *Science* **129**, No. 3362, 1519–1528, 1959.

— (ed.): *The Bering land bridge*. XII + 495, Stanford (Stanford Univ. Press) 1967.

HSÜ, K. J., and D. BERNOULLI: Genesis of the Tethys and the Mediterranean. *Init. Rept. D.S.D.P.* **42** (1), 943–949, USA 1978.

HUGHES, N. F. (ed.): Organisms and continents through time. *Spec. Pap. Palaeontology* **12**, VI + 334, London (Palaeont. Assoc.) 1973.

HURLEY, P. M.: The confirmation of continental drift. *Scient. Amer.* **218**, No. 4, 52–64, 1968.

ILLIES, H.: Kontinentalverschiebungen und Polverschiebungen — Ursachen und Probleme. *Geol. Rundschau* **54**, 549–579, Stuttgart 1965.

ILLIES, J.: Die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie im Lichte der modernen Biogeographie. *Die Naturwiss.* **52**, 505–511, Berlin 1965.

— Diskussionsbemerkung zu K. KRÖMMELBEIN (Neue Theorien über die Kontinentaldrift). *Zool. Anz.* **177**, 46–50, Leipzig 1966.

International Geological Congress Commission: Recommendations of Commission appointed to advise on the definition of the Pliocene-Pleistocene boundary. In: *The Pliocene-Pleistocene boundary*. Proc. 18th Internat. Geol. Congr. London 1948, Pt. 9, Sect. H, p. 6, 1950.

IRVING, E.: Paleomagnetism and its application to geological and geophysical problems. XVI + 399, New York (J. Wiley & Sons) 1964.

— and R. GREEN: Paleomagnetic evidence from the Cretaceous and Cainozoic, *Nature* **179**, 1064–1065, London 1957.

JACOBS, C., H. BÜRGL and D. L. CONLEY: Backbone of Colombia. *Amer. Assoc. Petrol. Geol., Mem.* **2**, 62–72, 1963.

JANOSSY, D.: Middle Pliocene Microvertebrate Fauna from the Osztramos Loc. I. (Northern Hungary). *Annal. Histor. natur. Musei Nation. Hungar.* **64**, 27–52, Budapest 1972.

JEANNEL, R.: La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren* (8) *Sci. zool.* **102**, 1–161, 1961.

JOLEAUD, L.: *Atlas de Paléogéographie*. 1–39, Paris (P. Lechevalier) 1939.

JORDAN, P.: Die Expansion der Erde. Folgerungen aus der Diracschen Gravitationshypothese. „Die Wissenschaft“ **124**, 1–180, Braunschweig (Vieweg & Sohn) 1966.

KLUGE, A. G.: Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **135**, Art. 1, 1–59, New York 1967.

KOLESNIKOV, W. P.: Die sarmatische Stufe. — Die Stratigraphie der USSR 12, Neogen der USSR, Moskau 1940.

KRETZOR, M.: Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. Jber. ungar. geol. Anst. f. 1959, 297—395, Budapest 1962.

KRÖMMLBEIN, K.: Probleme des Gondwanalandes. Zool. Anz. 177, 1—60, Leipzig 1966.

KURTÉN, B.: Holarctic land connexions in the Early Tertiary. Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn. 29, No. 5, 1—5, 1966.

- Continental drift and the palaeogeography of reptiles and mammals. Comm. Biol. Soc. Scient. Fenn. 31, No. 1, 1—8, 1967.
- Continental drift and evolution. Scient. Amer. 220, No. 3, 54—64, 1969.

LE PICHON, X.: Sea-floor spreading and continental drift. J. geophys. Res. 73 (12), 3661—3697, 1968.

LINDROTH, C. H.: The faunal connections between Europe and North America. 1—344, Stockholm (Almqvist & Wiksell) 1957.

- Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. XI. Internat. Kongr. Entom. I, 438—445, Wien 1960.

LINDSAY, E. H., N. M. JOHNSON and N. D. OPDYKE: Preliminary correlation of North American land mammal ages and geomagnetic chronology. Univ. Michigan Pap. Paleont. 12 (Cl. Hibbard-Mem. vol.), 111—119, USA 1975.

LIPPOLT, H. J., W. GENTNER und W. WIMMENAUER: Altersbestimmung nach der Kalium-Argon-Methode an tertiären Eruptivgesteinen Südwestdeutschlands. Jh. geol. L-Amt Baden-Württbg. 6, 507—538, Freiburg 1963.

MAACK, R.: Kontinentaldrift und Geologie des südatlantischen Ozeans. IV + 164, Berlin (W. de Gruyter) 1969.

MAGLIO, V. J.: Vertebrate faunas and chronology of Hominid-bearing sediments east of Lake Rudolf, Kenya. Nature 239 (5372), 379—385, London 1972.

MARSHALL, L. G., R. PASCUAL, G. M. CURTIS and R. E. DRAKE: South American geochronology: radiometric time scale for Middle to Late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia. Science 195, 1325—1328, USA 1977.

MARTIN, H.: The hypothesis of Continental drift in the light of recent advances of geological knowledge in Brazil and in South West Africa. Geol. Soc. S.-Africa, Annexe to vol. 64, 1—47, Johannesburg 1961.

MARVIN, U. B.: Continental Drift. The evolution of a Concept. 1—239, Washington (Smiths. Instn.) 1973.

MAUNY, R.: Répartition de la grande «faune éthiopienne» du Nord-Ouest africain du Paléolithique à nos jours. Proc. 3<sup>e</sup> Pan-Afric. Congr. Préhist. (Livingstone 1955), 102—105, 1957.

MAYR, E. (ed.): The problem of land connections across the South Atlantic with special reference to the Mesozoic. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 99, 83—258, New York 1952.

MC ELHINNY, M. W.: Palaeomagnetism and Plate tectonics. Cambridge Earth Sci. Ser., X + 358, Cambridge (Univ.) 1973.

- (ed.): Past distribution of continents. Tectonophysics 40, IX + 181, Amsterdam 1977.

MEIN, P.: Résultat du groupe de travail des Vertébrés. I.U.G.S. Commiss. on Stratigr. Subcomm. Neogene Stratigr. Region Comm. Medit. Neogene Strat. 78—81, Bratislava 1975.

MIDDLEMISS, F. A., P. F. RAWSON and G. NEWALL (eds.): Faunal provinces in space and time. Geol. J., Spec. issue No. 4, 1—236, Liverpool (Seel House) 1971.

MILLOT, J.: La faune malgache et le mythe Gondwanien. Mém. Inst. Sci. Madag. A, 7, 1, 1—36, 1952.

- Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la biogéographie classique Ann. Sci. natur. (Zool.) (11) 15, 185—220, Paris 1953.

MÖRNER, N.-A.: Global correlations and Weichselian chronostratigraphy. Quat. Glac. North. Hemisph. IGCP, Proj. 73/1/24, Rept. 3, 327—338, Prag 1976.

MONOD, Th.: The Late Tertiary and Pleistocene in the Sahara. In: HOWELL, F. C., and F. BOURLIERE (eds.): African ecology and human evolution. 117—229, London (Methuen & Co.) 1964.

MOREAU, R. E.: Africa since the Mesozoic: with particular reference to certain biological problems. Proc. Zool. Soc. London 121, 869—913, London 1952.

MÜLLER, O.: Weichselzeitlich-eisgestaute Seen als wesentliche Elemente der Ausbreitungsgeschichte der marinen Glazialrelikte des Nordpolarmeeres. *Arch. f. Hydrobiol. Beih.* **1** (Ergebn. d. Limnol., H. 1) Stuttgart 1964.

MUNYAN, A. C. (ed.): *Polar wandering and Continental Drift*. Soc. Econ. Palaeont. Miner., Spec. Publ. **10**, 1–169, Tulsa (Amer. Assoc. Petrol. Geol.) 1963.

MYERS, G. S.: Zoogeographical evidence of the age of the South Atlantic Ocean. *Studies in Tropical Oceanography* **5**, 614–621, Miami 1967.

NAIRN, A. E. M. (ed.): *Problems in palaeoclimatology*. XIV + 705, London-New York (Interscience, Wiley) 1965.

- Neuere Untersuchungsmethoden der Geophysik und das Problem der Bewegung der Kontinente. *Geol. Rundschau* **56**, 927–948, Stuttgart 1967.

NIKIFOROVA, K. V., and I. I. KRASNOK: Stratigraphic scheme of Upper Pliocene and Quaternary deposits in the European part of the U.S.S.R. *Quat. Glac. North. Hemisph. IGCP*, Proj. 73/1/24, Rept. 3, 339–344, Prag 1976.

NYGREN, W. E.: Bolivar syncline of Northwestern South America. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* **34**, 1998–2006, 1950.

OWEN, H. G.: Continental displacement and expansion of the Earth during the Mesozoic and Cenozoic. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (A)* **281** (1303), 223–291, London 1976.

REPENNING, Ch. A., and O. FEJFAR: Holarctic correlations of microtid rodents. *Quatern. Glac. North. Hemisph. Rept.* **4**, Proj. 73/1/24, 234–250, Prag 1977.

RICHMOND, G. M.: Comparison of the Quaternary stratigraphy of the Alps and Rocky Mountains. *Quatern. Res.* **1**, 3–28, New York and London 1970.

- A partial Quaternary chronology from Yellowstone National Park. *I.G.C.P.*, Proj. 73/1/24; *Quatern.-glac. in the Northern Hemisph.*, Rept. 2, 144–147, Prag 1975.

RUNCORN, S. K. (ed.): *Continental Drift: Intern. Geophys. Ser.* **3**, XII + 338, New York & London 1962.

- (ed.): *Palaeogeophysics*. XV + 518, London-New York (Acad. Press) 1970.

SAIDOVÁ, H. M.: Ecology of foraminifera and paleogeography of the Far East Seas of the USSR and the northwestern part of the Pacific Ocean. *Akad. Nauk USSR, Inst. Okeanologie*, 1–232, 1961.

SAVAGE, D. E.: Cenozoic — The Primate Episode. In: SZALAY, F. S.: *Approaches to Primate Paleobiology* (= *Contr. Primat.* **5**), 2–27, Basel 1975.

SCHEFFER, V. B.: Marine mammals and the History of Bering Strait. In: HOPKINS, P. M. (ed.): *The Bering Land Bridge*, 350–363, Stanford (Univ. Press) 1967.

SCHÖNENBERG, R. (Hgb.): *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane in heutiger Sicht*. VIII + 351, Darmstadt (wiss. Buchges.) 1975.

SCHWARZBACH, M.: Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. 3. Aufl., VIII + 380, Stuttgart (Enke) 1974.

SENES, J.: Mediterranean Neogene: problems of intercontinental stratigraphic correlation. *Alcheringia* **1**, 293–295, Sydney 1977.

SEYFERT, C. K., and L. A. SIRKIN: *Earth history and Plate Tectonics*. VIII + 504, New York (Harper & Row) 1973.

SICKENBERG, O.: Kontinentalverschiebung, Klimawechsel und die Verbreitung der tertiären landbewohnenden Säugetiere. *Biol. generalis* **10**, 267–300, Wien & Leipzig 1934.

SIMPSON, G. G.: Mammals and land bridges. *J. Wash. Acad. Sci.* **30**, 137–163, 1940.

- Antarctica as a faunal migration route. *Proc. 6th Pacific Sci. Congr.* **2**, 755–768, 1940.
- Mammals and the nature of continents. *Amer. J. Sci.* **241**, 1–31, New Haven 1943.
- Tertiary land bridges. *Trans. Acad. Sci. New York (2)* **8**, 255–259, 1946.
- Evolution and geography. An Essay on historical biogeography with special reference to mammals. *Condon Lectures*, 1–64, Eugene 1953.

SMITH, A. G., and A. HALLAM: The fit of the Southern Continents. *Nature* **225**, No. 5228, 139–144, 1970.

STRAUCH, F.: Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandinavien im Tertiär. *Geol. Rundschau* **60**, 381–417, Stuttgart 1970.

SUESS, E.: *Das Antlitz der Erde I*. IV + 778, Prag & Leipzig (Tempsky & Freytag) 1885.

TARLING, D. H., and S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences I & II*. 1–1184, London-New York (Acad. Press) 1973.

- and M. P. TARLING: Continental Drift. 1–112, London (Bell & Sons Ltd.) 1971.
- TEICHERT, C.: Australia and Gondwanaland. Geol. Rundschau **47**, 562–590, Stuttgart 1958.
- TERMIER, H. et G.: La notion de migration en Paléontologie. Geol. Rundschau **45**, 26–42, Stuttgart 1956.
- Atlas de Paléogéographie. 1–99, Paris (Massón et Cie.) 1960.
- Formations des continents et progression de la vie. Coll. «Evol. des Sciences» **3**, 2. éd., 1–174, Paris (Masson) 1967.
- THENIUS, E.: Meere und Länder im Wechsel der Zeiten. Verstdl. Wiss. **114**, X + 200, Berlin (Springer) 1977.
- DU TOIT, A. L.: Tertiary mammals and continental drift. A rejoindre to George Simpson. Amer. J. Sc. **242**, 145–163, 1943.
- TUREKIAN, K. T. (ed.): The Late Cenozoic Glacial ages. XII + 606, New Haven (Yale Univ.) 1971.
- VALENTIN, H.: Glazialmorphologische Untersuchungen in Ostengland. Ein Beitrag z. Probl. d. letzten Vereisung i. Nordseeraum. Abh. geogr. Inst. Freie Univ. Berlin **4**, 1–86, Berlin 1957.
- VANGENHEIM, E. A.: Palaeontological basis of the stratigraphy of the Anthropogene deposits of Northeast Siberia. Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk SSSR **48**, 1–182 (russ.), Moskau 1961.
- WEBB, S. D.: Chronology of Florida Pleistocene mammals. In: WEBB, S. D. (ed.): Pleistocene mammals of Florida, 5–31, Gainesville 1974.
- Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. Palaeobiology **2**, 220–234, Chicago 1976.
- WEEKS, L. G.: Paleogeography of South America. Bull. geol. Soc. Amer. **59**, 249–282, New York 1948.
- WEGENER, A.: Die Entstehung der Kontinente. Geol. Rundschau **3**, 276–292, 1912.
- Die Entstehung der Kontinente. Peterm. Mitt., 185–195, 253–256, 305–309, 1912.
- Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Die Wissenschaft **66**, 4. Aufl., X + 231, Braunschweig (Vieweg & Sohn) 1929.
- WEYL, R.: Die paläogeographische Entwicklung des mittelamerikanisch-westindischen Raumes. Geol. Rundschau **54**, 1213–1240, 1964.
- Mittelamerika. Krustenbau und paläogeographische Entwicklung. Umschau **70**, 295–299, Frankfurt 1970.
- WHITMORE, F. C., and R. H. STEWART: Miocene mammals and Central American seaways. Science **148**, 180–185, New York 1965.
- WILLS, L. J.: A Palaeographical Atlas of the British Isles and adjacent parts of Europe. 1–64, London (Blackie & Son Ltd.) 1959.
- WILSON, J. T. (ed.): Continents Adrift and Continents aground. Scient. Amer. **IX** + 230, San Francisco (Freeman) 1976.
- WILSON, R. L.: Paleomagnetism and rock magnetism. Earth Sci. Rev. **1**, 175–212, Amsterdam 1966.
- WOOD, H. E. et al.: Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. Bull. geol. Soc. America **52**, 1–48, 1941.
- WOODRING, W. P.: Caribbean land and sea through the ages. Bull. geol. Soc. Amer. **65**, 719–732, New York 1954.
- The Panama land bridge as a sea barrier. Proc. Amer. Philos. Soc. **110** (6), 425–433, Philadelphia 1966.
- WUNDERLICH, H. G.: 50 Jahre Kontinentalverschiebungstheorie — von Wegener bis Runcorn. Geol. Rundschau **52**, 504–513, Stuttgart 1963.
- Driftende Kontinente oder Persistenz der Ozeane? Die Umschau **64**, 397–401, 429–431, Frankfurt 1964.
- Das neue Bild der Erde. 1–367, Hamburg (Hoffmann & Campe) 1975.

#### 4.3. Taxonomie und Phylogenie der Säugetiere

- BEAUMONT, G. DE: Guide des vertébrés fossiles. Les Guides du Naturaliste. 1–479, Neuchâtel (Delachaux et Niestlé) 1973.
- COLBERT, E. H.: Die Evolution der Wirbeltiere. Übers. von G. HEBERER. XV + 426, Stuttgart (Fischer) 1965.

ELLERMAN, J. R.: The families and genera of living Rodents I. Rodents other than Muridae. XXVI + 689, London (Brit. Mus.) 1940.

— The families and genera of living Rodents II. Family Muridae. XII + 690, London (Brit. Mus.) 1941.

ELLIOT, D. G.: A review of the Primates I—III. CXXVI + 317, XVIII + 382 & XIV + 262, New York (Mus. Natur. Hist.) 1913.

GRASSÉ, P. (ed.): Traité de Zoologie, 17. Mammifères. 1—2300, Paris (Masson & Cie.) 1955.

GROMOVA, V. I. (ed.): Mammals. In: ORLOV, J. A. (ed.): Fundamentals of Paleontology 13, I—VI, 1—585, Jerusalem (Israel Progr. Sci. Translat.) 1968.

HALTENORTH, Th.: Klassifikation der Säugetiere 1, 2 u. 18. Handb. Zool. 8/1, 1—40, 1—167, Berlin (de Gruyter) 1958 u. 1963.

HERSHKOVITZ, Ph.: Catalog of Living Whales. Bull. Smithson. Instn. U.S. Nation. Mus. 246, VIII + 259, Washington 1966.

KING, J. E.: Seals of the World. 1—154, Brit. Mus. (Natur. Hist.), London 1964.

MORRIS, D.: The Mammals. A guide to the living species. 1—448, London (Hodder & Stoughton) 1965.

NAPIER, J. R., and P. H. NAPIER: A handbook of living Primates. XIV + 456, London (Acad. Press) 1967.

PATTERSON, B.: Mammalian phylogeny. Union Intern. Sci. Biol. B 32, 15—48, Paris 1957.

PIVETEAU, J. (ed.): Traité de Paléontologie 6/1. Mammifères I. 1—1138, Paris (Masson & Cie.) 1961.

— Traité de Paléontologie 6/2. Mammifères II. 1—962, Paris (Masson & Cie.) 1958.

— Traité de Paléontologie 7. Primates, Paléontologie humaine. 1—675, Paris (Masson & Cie.) 1957.

ROMER, A. S.: Vertebrate Paleontology. 3. ed. VIII + 468, Chicago (Univ. Chicago Press) 1966.

SCHIFFER, V.: Seals, Sea lions, and Walruses. Stanford Univ. Press, 1—179, 1958.

SIMPSON, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 85, 1—350, New York 1945.

SLIJPER, E. J.: Whales. Basic Books Inc., 1—475, New York 1962.

THENIUS, E.: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich Hominiden). Handb. Zool. 8/2, 1—722, Berlin (W. de Gruyter) 1969.

— Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme. X + 294, Stuttgart (Fischer) 1979.

— und H. HOFER: Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Übersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere. VI + 322, Heidelberg (Springer) 1960.

VAN VALEN, L.: Deltatheridia: A new order of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 132, 1—126, New York 1966.

WALKER, E. P. (ed.): Mammals of the World. I + II. XLVIII + 1500, Baltimore (J. Hopkins Press) 1964.

WEBER, M., unter Mitwirkung von O. ABEL und H. M. DE BURLET: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Säugetiere. I + II. 2. Aufl., XV + 444, XXIV + 898, Jena (G. Fischer) 1927 u. 1928.

#### 4.4. Die geographische Verbreitung der Säugetiere

ALLEN, G. M.: The Mammals of China and Mongolia. I u. II. Amer. Mus. Natur. Hist. 1—1350, New York 1938 u. 1940.

— A checklist of African Mammals. Bull. Mus. Compar. Zool. 83, 1—763, Cambridge 1939.

ANDERSON, S., and J. KNOX JONES: Recent Mammals of the World. A Synopsis of Families. I—VIII, 1—453, New York (The Ronald Press Co.) 1967.

BAKER, R. H.: Geographical distribution of terrestrial mammals in Middle America. Amer. Midland Naturalist 70, 208—249, 1963.

BANNIKOV, A. G.: Säugetiere der mongolischen Volksrepublik. Trudy Mongol. Kommiss. 53, Akad. Nauk UdSSR, 1—669, Moskau 1954.

BIGALKE, R. C.: The contemporary mammal fauna of Africa. Quart. Rev. Biol. **43**, 265–300, 1968.

BOOTH, A. H.: The zoogeography of West African Primates. A review. Bull. Inst. franc. Afr. Noire **20**, 587–622, 1958.

CABRERA, A.: Catalogo de los Mamiferos de America del Sur. I + II. Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur., Cienc. Zool. **4**, XXII + 732, Buenos Aires 1957 u. 1961.

CHASEN, F. N.: A handlist of Malaysian mammals. Bull. Raffles Mus. **15**, 1–209, 1940.

ELLERMAN, J. R., and T. C. S. MORRISON-SCOTT: Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. 1758 to 1946. Brit. Mus. (Natur. Hist.) 1–810, London 1951.

— — and R. W. HAYMAN: Southern African Mammals. 1758 to 1951: A reclassification. Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1–363, London 1953.

FORMOSOVA, A. N. (ed.): Säugetiere der UdSSR. 1–437, Moskau (Misli) 1965.

HAGMEIER, E. M., and C. D. STULTS: A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. System. Zool. **13**, 125–155, 1964.

HALL, E. R., and K. R. KELSON: The Mammals of North America. I + II. 1–1083 + 1–79, New York (The Ronald Press Comp.) 1959.

HEPTNER, V. G., und N. P. NAUMOV (eds.): Die Säugetiere der Sowjetunion. I. Paarhufer und Unpaarhufer. 1–939, 1966.

HERSHKOVITZ, P.: A geographical classification of Neotropical mammals. Fieldiana, Zool. **36**, No. 6, 579–620, Chicago 1958.

— The recent mammals of the neotropical region: a zoogeographic and ecological review. The evolution of mammals on Southern continents. VI. The Quart. Rev. Biol. **44**, 1–70, 1969.

IREDALE, T., and E. LE G. TROUGHTON: A checklist of the mammals recorded from Australia. Mem. Austral. Mus. **6**, 1–122, Sydney 1934.

KEAST, A.: Australian mammals: zoogeography and evolution. Quart. Rev. Biol. **43**, 373–408, 1968.

— F. C. ERK and B. GLASS (eds.): Evolution, mammals and Southern continents. VII + 431, Albany (Univ. Press) 1972.

KURODA, N.: A monograph of the Japanese Mammals. The Sansiedo Co., Ltd., 1–311, Tokyo 1940.

LAURIE, E. M. O., and J. E. HILL: List of Land Mammals of New Guinea, Celebes and adjacent islands. 1758–1952. Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1–175, London 1954.

MARCUZZI, G., and G. PILLERI: On the zoogeography of Cetacea. In: PILLERI, G. (ed.): Investigations on Cetacea **3**, Pt. 1, 100–170, Bern 1971.

MILLER, G. S.: Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. Natur. Hist., 1–1019, London 1912.

OGNEV, S. I. (ed.): The Mammals of Russia (U.S.S.R.) and adjacent countries. I–VII, IX, 1–4895, Moskau 1961–1968.

RAUSCH, R. L.: A review of the distribution of Holarctic Recent mammals. In: J. L. GRESSITT (ed.): Pacific Basin Biogeography, Bishop Mus. Press, 29–44, Honolulu 1963.

ROBERTS, A.: The Mammals of South Africa. Central News Agency, S-Afr., 1–700, 1951.

SCHEFFER, V. B., and D. W. RICE: A list of the Marine Mammals of the World. U. S. Fish & Wildlife Serv., Spec. Sci. Rept. Fisheries **431**, 1–12, 1963.

SHORTRIDGE, G. C.: The Mammals of South West Africa. 2 vols. London (W. Heinemann Ltd.) 1934.

SONDAAR, P. Y.: Insularity and its effect on mammal evolution. In: HECHT, M. K., P. C. GOODY and B. M. HECHT: Major patterns in vertebrate evolution. 671–707, New York (Plenum Publ. Comp.) 1977.

TAYLOR, E. H.: Philippine Land Mammals. Monogr. Bur. Sci. **30**, 1–548, Manila 1934.

WAGNER, A.: Die geographische Verbreitung der Säugetiere. Abh. II. Cl. Akad. Wiss. München 1844–1846.

#### 4.5. Die Verbreitung der vorzeitlichen Säugetiere (Sammeldarstellungen)

ANDREWS, Ch. W.: A descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. XXXVII + 324, London (Brit. Mus.) 1906.

ARAMBOURG, C.: Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'omo II. Paléontologie. Mission Scient. de l'omo, **1932—1933**, 1, Fasc. 3, 231—562, Paris 1947.

- Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Publ. Serv. Carte géol. Algérie, n. s., Paléont., Mém. **4**, 1—161, Alger 1959.
- Continental vertebrate faunas of the Tertiary of North Africa. In: CLARK HOWELL, F., and F. BOURLIÈRE (eds.): African Ecology and Human Evolution. 55—64, Chicago (Aldine Comp.) 1963.

BORISSIAK, A., und E. J. BELIAJEVA: Die Fundorte tertärer Landsäugetiere im Gebiet der UdSSR. Trudy Paläont. Inst. Akad. Wiss. USSR **15**, 1—116, Moskau 1948.

COLBERT, E. H.: Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. Transact. Amer. Philos. Soc. n. s. **26**, X + 401, Philadelphia 1935.

- The migrations of Cenozoic mammals. Transact. N. York. Acad. Sci. (2) **1**, 89—94, 1939.

COOKE, H. B. S.: Evolution of mammals on Southern continents II. The fossil mammal fauna of Africa. Quart. Rev. Biol. **43**, 234—264, 1968.

COPE, E. D.: The vertebrata of the Tertiary formations of the West. Rept. U.S. Geol. Surv. **3**, 1—1044, 1884.

DEEVEY, E. S.: Biogeography of the Pleistocene Part I. Europe and North America. Bull. Geol. Soc. Amer. **60**, 1315—1416, 1949.

FALCONER, H., and P. T. CAUTLEY: Fauna Antiqua Sivalensis. Pt. 1—9, London 1846—1849.

HESCHELER, K., und E. KUHN: Die Tierwelt der prähistorischen Siedlungen der Schweiz. In: TSCHUMI, O.: Urgeschichte der Schweiz I, 121—368, Frauenfeld 1949.

HIBBARD, C. W., and al.: Quaternary mammals of North America. In: WRIGHT, E. H., and D. G. FREY (eds.): The Quaternary of the United States. 509—525, Princeton (Univ. Press) 1965.

HOFFSTETTER, R.: Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la biogéographie. Rev. génér. Sci. (Paris) **61**, 348—388, 1954.

HOPWOOD, A., and J. P. HOLLYFIELD: An annotated bibliography of the fossil mammals of Africa (1742—1950). Fossil Mammals of Africa **8**, 1—194, London (Brit. Mus.) 1954.

KRETZOI, M.: Mammal faunas and the continental geology of India. Acta geologica **8**, 301—312, Budapest 1964.

KURTÉN, B.: Pleistocene mammals of Europe. The World Naturalist, VIII + 317, London (Weidenfeld & Nicolson) 1968.

- The Age of Mammals. The World Naturalist. 1—250, London (Weidenfeld & Nicolson) 1971.

LAVOCAT, R.: Étude systématique de la faune de Mammifères. (Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal, Maroc.) Notes & Mém. Serv. géol. Maroc **155**, 1—122, 1961.

- (éd.): Faunes et Flores préhistoriques de l'Europe occidentale. Atlas de Préhistor. **3**, 1—486, Paris 1966.

LEAKEY, L. S. B.: Notes on the mammalian faunas from the Miocene and Pleistocene of East Africa. In: BISHOP, W. W., and J. D. CLARK (eds.): Background to evolution in Africa. 7—29, 1967.

LYDEKKER, R.: Synopsis of the Fossil Vertebrates of India. Rev. Geol. Surv. India **16**, 61—93, Calcutta 1883.

- Catalogue of Siwalik Vertebrata in the Indian Museum I. Mammalia. Calcutta 1885.
- A geographical history of Mammals. Cambridge (Cambridge Univ. Press) 1896.

MAGLIO, V. J., and H. B. S. COOKE: Mammalian evolution in Afrika. USA (Princeton Press) 1978.

MATTHES, H. W.: Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit. Handb. Zool. **8**, 11, 1—198, Berlin (de Gruyter) 1962.

MATTHEW, W. D.: Climate and evolution. Spec. Publ. New York Acad. Sci. **1**, 2nd ed., XII + 223, 1939 (Reprint).

OSBORN, H. F.: The age of mammals in Europe, Asia, and North America. XVII + 635, New York (Macmillan) 1910.

OZANSOY, F.: Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. Mém. Soc. géol. France n. s. **44**, Mém. **102**, 1—92, Paris 1965.

PATTERSON, B., and R. PASCUAL: The fossil mammal fauna of South America. Quart. Rev. Biol. **43**, 409—451, 1968.

PAULA COUTO, C. DE: As sucessivas faunas de mamíferos terrestres no Continente Americano. Mus. Nacion. Publ. Avulsas **11**, 1—159, Rio de Janeiro 1952.

REPENNING, Ch. A.: Palearctic-Nearctic Mammalian dispersal in the Late Cenozoic. In: HOPKINS, D. M. (ed.): *The Bering Land Bridge*. 288—311, Stanford (Univ. Press) 1967.

RICHARD, M.: Les gisements de mammifères tertiaires. Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. *Mém. Soc. géol. France n. s.* **52**, 1—380, Paris 1946.

RUSSELL, D. E.: Les mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nation. Hist. natur. n. s. (C)* **13**, 1—324, Paris 1964.

SAVAGE, D. E.: Evidence from fossil land mammals on the origin and affinities of the Western Nearctic fauna. In: HUBBS: *Zoogeography*. Amer. Assoc. Adv. Sci., 97—129, 1958.

SCHLOSSER, M.: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs. I. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns **6**, 1—226, Wien 1887.

— Beiträge zur Kenntnis der Oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum; Ägypten. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. Orient **24**, 51—167, Wien 1911.

SCOTT, W. B.: The origin of the Mammalian fauna of North and South America. *Palaeobiologica* **1**, 253—262, Wien 1928.

— A history of land mammals in the Western Hemisphere, 2d ed. XIV + 786, New York (Macmillan) 1937.

— The Mammalian Fauna of the White River Oligocene IV. Artiodactyla. *Transact. Amer. Philos. Soc. n. s.* **28**, Pt. IV, 363—746, Philadelphia 1940.

— The Mammalian Fauna of the White River Oligocene V. Perissodactyla. *Transact. Amer. Philos. Soc. n. s.* **28**, Pt. V., 747—980, Philadelphia 1941.

— and G. L. JEPSEN: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene I. Insectivora and Carnivora. *Transact. Amer. Philos. Soc. n. s.* **28**, Pt. I, 1—153, Philadelphia 1936.

SIMPSON, G. G.: A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. X + 215, London (Brit. Mus. Natur. Hist.) 1928.

— American Mesozoic Mammalia. *Mem. Peabody Mus.* **3**, Pt. 1, XV + 171, New Haven 1929.

— Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Bull. geol. Soc. Amer.* **58**, 613—688, 1947.

— The beginnings of the age of mammals in South America. I. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **91**, 1—232, New York 1948.

— History of the fauna of Latin America. *Amer. Scientist* **38**, 361—389, 1950.

— Historical zoogeography of Australian mammals. *Evolution* **15**, 431—446, 1961.

— The geography of evolution. Collected essays. Chilton books, X + 249, Philadelphia 1965.

— Mammalian evolution on the Southern Continents. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **125**, 1—18, Stuttgart 1966.

— The beginnings of the age of mammals in South America II. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **137**, 1—260, New York 1967.

TAKAI, F.: The historical development of the Mammalian faunas of Eastern Asia and the inter-relationships of Continents since the Mesozoic. *Japan. J. Geol. Geogr.* **22**, 169—205, 1952.

TEILHARD, P., and P. LEROY: The fossil mammals of China, 1942. A revised list of the Chinese fossil mammals so far described, with complete Bibliography, and stratigraphical distribution in tabular form. *Publ. Inst. Géo-Biol.* **8**, 1—42, Peking 1942.

THENIUS, E.: Wirbeltierfaunen. *Handb. strat. Geol.* **3/2**, Tertiär II, XI + 328, Stuttgart (Enke) 1959.

— Die Großsäugetiere des Pleistozäns von Mitteleuropa. *Z. Säugetierkde.* **27**, 65—83, Berlin 1962.

— Herkunft und Entwicklung der südamerikanischen Säugetierfauna. *Z. Säugetierkunde* **29**, 267—284, 1964.

TOEPFER, V.: Tierwelt des Eizeitalters. VII + 198, Leipzig (Akad. Verlagsges). 1963.

VAUFREY, R.: Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. *Arch. Inst. Paléont. humaine, Mém.* **6**, 1—220, Paris 1929.

VIRET, J.: Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafrançais. *Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. Lyon* **4**, 1—200, Lyon 1954.

WOOD, A. E.: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene II & III. Rodentia and Lagomorpha. *Transact. Amer. Philos. Soc. n. s.* **28**, Pt. II, 155—362, Philadelphia 1937 and 1941.

ZDANSKY, O.: Die alttertiären Säugetiere Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen. *Palaeont. Sinica C* **6**, 2, 1—87, Peking 1930.

ZEUNER, F. E.: The Pleistocene Period; its climate, chronology and faunal successions. 1—447, London (Hutchinson) 1959.

ZITTEL, K. A.: Die geologische Entwicklung, Herkunft und Verbreitung der Säugetiere. 1—62, München (Bayer. Akad. Wiss.) 1893.

#### 4.6. Sonstige Literatur (Spezialarbeiten usw.)

AGADJANIAN, A.: Die Entwicklung der Lemminge der zentralen und östlichen Paläarktis im Pleistozän. Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont., histor. Geol. **16**, 53—64, München 1976.

AGUIRRE, E., et C. GUÉRIN: Première découverte d'un *Iranotheriinae* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique: *Kenyatherium bishopi* n. g. n. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). Estudios geol. **30**, 229—233, Madrid 1974.

AMBROSETTI, P.: The Pleistocene dwarf elephants of Spinagallo (Siracusa, South-Eastern Sicily). Geol. Romana **7**, 277—398, Roma 1968.

ANDREWS, P., D. PILBEAM and E. SIMONS: A review of the African Cenozoic apes (Hominoidea, Primates). In: MAGLIO, V. J. (ed.): Mammalian evolution in Africa. USA (Princeton Univ. Press) 1978.

ARAMBOURG, C.: Observations sur les gazelles fossiles du Pléistocène supérieur de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Hist. natur. Afrique Nord **48**, 49—81, Alger 1957.

BACHMAYER, F., N. SYMEONIDIS, R. SEEMANN und H. ZAPFE: Die Ausgrabungen in der Zwerg-elefantenhöhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland) in den Jahren 1974 und 1975. Ann. Naturhist. Mus. Wien **80**, 113—144, Wien 1976.

BAKALOV, P., et I. NIKOLOV: Les fossiles de Bulgarie X. Mammifères tertiaires. Acad. Sci. Bulgarie 1—162, Sofia 1962.

BAKER, H. G.: Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. In: MEGGER, B. J. and al. (ed.): Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. 145—159, Washington (Smiths. Instn. Press) 1973.

BALINSKY, B. I.: Patterns of animal distribution on the African Continent. Ann. Cape Prov. Mus. **2**, 299—310, 1962.

BARNES, L. G.: Praekogia cedroensis, a new genus and species of fossil pygmy sperm whale from Isla Cedros, Baja California, Mexico. Contr. in Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles **247**, 1—20, Los Angeles 1973.

— Outline of Eastern North Pacific fossil Cetacean assemblages. System. Zool. **25**, 321—343, Washington 1977.

BARSBOLD, R., J. I. VOVONIN and V. ZHEGALLO: The work of the Soviet-Mongolian Palaeontological expedition in 1969—1970. Paleont. J. **1971/2**, 139—143, Moskau 1971.

BARTOLOMAI, A.: Aspects of the evolution of the Australian Marsupials. Proc. Roy. Soc. Queensland **83**, V—XVIII, Brisbane 1972.

— The genus *Protemnodon* Owen (Macropodidae: Marsupialia) in the Upper Cenozoic deposits of Queensland. Mem. Queensld. Mus. **16** (3), 309—363, Brisbane 1973.

BATE, D. M. A.: The stone age of Mount Carmel I. Pt. II. Palaeontology: The fossil fauna of the Wady El-Mughara caves. 135—240, Oxford (Clarendon Press) 1937.

BELIAJEVA, E. I., B. A. TROFIMOV and V. J. RESHETOV: General stages in evolution of Late Mesozoic and Early Tertiary mammalian fauna in Central Asia. In: KRAMARENKO, N. N. (ed.): Mesozoic and Cenozoic faunas and biostratigraphy of Mongolia. Transact. **1**, 19—45, Moskau 1974.

BERGGREN, W. A., and J. A. VAN COUVERING: The Late Neogene. Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol. **16**, XI + 216, Amsterdam 1974.

BISHOP, W. W., and F. WHYTE: Tertiary mammalian faunas and sediments in Karamoja and Kavirondo, East Africa. Nature **196**, No. 4861, 1283—1287, London 1962.

BJORK, P. R.: The Carnivora of the Hagerman local fauna (Late Pliocene) of South-Western Idaho. Trans. Amer. Philos. Soc. **60** (7), 1—54, Philadelphia 1970.

BLACK, C. C.: A review of the North American Tertiary Sciuridae. Bull. Mus. Compar. Zool. **130**, 109—248, Cambridge 1963.

- Review of fossil rodents from the Neogene Siwalik beds of India and Pakistan. *Palaeontology* **15**, 238–266, London 1972.
- and K. KOWALSKI: The Pliocene and Pleistocene Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta zool. Cracov.* **19**, 461–485, Krakow 1974.
- BOHLIN, B.: Eine tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam. *Palaeont. Sinica C* **14**, 1, 1–111, Peking 1937.
- The fossil mammals from the Tertiary deposit of Taben-buluk, Western Kansu. *Palaeont. Sinica n. s.* **8a**, 1–259, Nanking 1942.
- BRUIJN, H. DE: The Ruscian rodent succession in Southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlation of Europe and North America. *Senckenbergiana lethaea* **55**, 335–443, Frankfurt (M.) 1975.
- Vallesian and Turolian rodents from Biotia, Attica and Rhodes (Greece). I + II. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* **79**, 361–384, Amsterdam 1976.
- and C. G. RÜMKE: On a peculiar mammalian association from the Miocene of Oschiri (Sardinia). I and II. *Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* **77**, 46–79, Amsterdam 1974.
- M. R. DAWSON and P. MEIN: Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodos (Greece) I–III. *Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* **73** (5), 535–584, Amsterdam 1970.
- BRUNET, M.: Données nouvelles concernant la phylogénie et les migrations des Entelodontidae: Artiodactyles primitifs de l'ancien et du nouveau monde. *Coll. intern. C. N. R. S.* No. **218**, Paris 1973, 707–715, Paris 1975.
- BUGGE, J.: The cephalic arterial system in sciuromorphs with special reference to the systematic classification of rodents. *Acta anat.* **80**, 336–361, Basel 1971.
- The cephalic arterial system in the insectivores and the primates with special reference to the Macroscelidoidea and Tupaioidae and the insectivore-primate boundary. *Z. Anat. Entw.-gesch.* **135**, 279–300, Berlin 1972.
- The cephalic arteries of hystricomorph rodents. *Symp. zool. Soc. London* **34**, 61–78, London (Acad. Press) 1974.
- The cephalic arterial system in Insectivores, Primates, Rodents and Lagomorphs, with special reference to the systematic classification. *Acta Anat.* **87**, Suppl. 62, 1–159, Basel 1974.
- BURNS, J. J., and F. H. FAY: Comparative morphology of the skull of the Ribbon seal, *Histrionophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *J. Zool. London* **161**, 363–394, London 1970.
- BUTLER, P. M.: The problem of insectivore classification. In: JOYSEY, K. A., and T. S. KEMP (eds.): *Studies in vertebrate evolution*. 253–265, Edinburgh (Oliver & Boyd) 1972.
- and Z. KIELAN-JAWOROWSKA: Is *Deltatheridium* a marsupial? *Nature* **245**, 105–106, London 1973.
- BYTINSKI-SALZ, H.: Recent findings of *Hippopotamus* in Israel. *Israel J. Zool.* **14**, 38–48, 1965.
- CAMERON, T. W. M.: Southern intercontinental connections and the origin of the Southern mammals. *Evolution, Sympos. Roy. Soc. Canada* 1959, 79–89, 1960.
- CAPPETTA, H., J.-J. JAEGER, M. SABATIER, B. SIGÉ, J. SUDRE et M. VIANEY-LIAUD: Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens mammifères euthériens d'Afrique. *Géobios* **11**, 257–263, Lyon 1978.
- CARTMILL, M.: Strepsirrhine basicranial structures and the affinities of the Cheirogaleidae. In: LUCKETT, W. P., & F. S. SZALAY (eds.): *Phylogeny of the Primates*. 313–354, N. Y. & London (Plenum Press) 1975.
- CHALINE, J.: Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. (Systématique-Biostratigraphie-Paléoclimatologie). *Cahiers de Paléont.*, Ed. C. N. R. S., 1–410, Paris 1973.
- Biogéographie et fluctuations climatiques du Quaternaire d'après les faunes de rongeurs. *Acta zool. Cracov.* **18** (7), 141–165, Krakow 1973.
- et J. MICHAUX: Microévolution chez les campagnols (Arvicolidae, Rodentia): la cladogenèse *Mimomys stehlini*-*Dolomys hungaricus*. *Coll. intern. C. N. R. S.* No. **218**, Paris 1973, 749–757, Paris 1975.
- CHIARELLI, A. B.: Evolution of the Primates. XI + 354, London & New York (Acad. Press) 1973.
- CLEMENS, W. A.: Fossil mammals of the type Lance formation, Wyoming. Pt. II. Marsupialia. Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **62**, 1–122, 1966.
- Origin and early evolution of marsupials. *Evolution* **22**, 1–18, Lancaster 1968.

CLEMENS, W. A.: Mammalian evolution in the Cretaceous. In: KERMACK, D. M., and K. A. KERMACK (eds.): Early mammals, 165—180, London (Acad. Press) 1971.

— and M. PLANE: Mid-Tertiary Thylacoleonidae (Marsupialia, Mammalia) from Australia. *J. Paleont.* **48**, 652—660, Tulsa 1974.

COLBERT, E. H.: The Pleistocene mammals of North America and their relations to Eurasian forms. In: MACCURDY, G. G. (ed.): Early Man, 173—184, New York (Lippincott) 1937.

COOKE, H. B. S., and R. F. EWER: Fossil suidae from Kanapoi and Lothagam, Northwestern Kenya. *Bull. Mus. Compar. Zool.* **143**, No. 3, 149—296, Cambridge 1972.

— and V. J. MAGLIO: Plio-Pleistocene stratigraphy in East Africa in relation to proboscidean and suid evolution. In: BISHOP, W. W., and J. A. MILLER (eds.): Calibration of hominoid evolution, 303—329, New York (Wenner-Gren Found.) 1972.

COOMBS, W. P., and M. C. COOMBS: The origin of Anthracotheres. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh., Jg.* 1977 (10), 584—599, Stuttgart 1977.

CORBET, G. B.: Origin of the British insular races of small mammals and of the "lusitanian" fauna. *Nature* **191**, 1037—1040, London 1961.

CRAY, P. E.: Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Headon Beds (Upper Eocene) of Southern England. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol. Ser.* **23** (1), 1—102, London 1973.

CROMPTON, A. W.: The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. Ser.* **24** (7), 397—437, London 1973.

— and F. A. JENKINS: American Jurassic Symmetrodonts and Raetic "Pantotheres". *Science* **155**, 1006—1009, New York 1967.

CRUSAFONT-PAIRÓ, M., and B. KURTÉN: Bears and bear-dogs from the Vallesian of the Vallés-Penedés basin, Spain. *Acta Zool. Fenn.* **144**, 1—29, Helsinki 1976.

— et G. PETTER: Contribution à l'étude des Hyaenidae, la sousfamille des Ictitheriinae. *Ann. Paléont. (Vertébrés)* **55**, 1—41, Paris 1969.

DAVIES, J. L.: The Pinnipedia: an essay in zoogeography. *Geograph. Rev.* **48**, 474—493, New York 1958.

— The antitropical Factor in Cetacean Speciation. *Evolution* **17**, 107—116, Lawrence 1963.

DAVIS, D. H. S.: Distribution patterns of Southern African Muridae, with notes on some of their fossil antecedents. *Ann. Cape Prov. Mus.* **2**, 56—76, 1962.

DAWSON, M. R.: Fossil history of the families of recent mammals. In: ANDERSON, S., and J. K. JONES (eds.): Recent mammals of the world, 12—53, New York (Ronald Press) 1967.

DECHASEAUX, C.: Artiodactyles des phosphorites du Quercy II. Étude sur le genre *Xiphodon*. *Ann. Paléont., Vert.* **53**, 24—47, Paris 1967.

DELSON E.: Evolutionary history of the Cercopithecidae. *Contrib. Primat.* **5**, 167—217, Basel 1975.

— and P. ANDREWS: Evolution and interrelationships of the Catarrhine Primates. In: LUCKETT, W. P., and F. S. SZALAY: Phylogeny of the Primates, 405—446, New York 1976.

DIETERLEN, F.: Aspekte zur Herkunft und Verbreitung der Muriden. Bedeutung der systematischen Stellung der Otomyinae. *Z. zool. Syst. u. Evol.forschg.* **7**, 237—242, Hamburg 1969.

DIETRICH, W. O.: Brancatherulum n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Cbl. Miner. etc. B*, 423—426, Stuttgart 1927.

— Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Paleontographica A* **94**, 43—133, Stuttgart 1942.

EISENTRAUTH, M.: Rassenbildung bei Säugetieren und Vögeln auf der Insel Fernando Poo. *Zool. Anz.* **174**, 37—53, 1965.

EMRY, R. J.: A North American Oligocene Pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **142**, 455—510, New York 1970.

ENGESSER, B.: Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland* **28**, 37—363, Basel 1972.

— Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia). *Ecologae geol. Helv.* **68** (3), 649—671, Basel 1975.

ERBAJEVA, M. A.: Villafranchian fauna of small mammals of the Western Transbaikal. *Mém. Bur. Rech. géol. minér.* **78**, Ve congr. Néogène médit. Lyon 1971, 137—139, Paris 1974.

ERDBRINK, D. P.: A review of fossil and recent bears of the Old World, with remarks on their phylogeny based upon their dentition. *Proefschrift*, 1–597, Deventer 1953.

FAHLBUSCH, V.: Die Beziehungen zwischen einigen Cricetiden (Mamm., Rodentia) des nordamerikanischen und europäischen Jungtertiärs. *Paläont. Z.* **41**, 154–164, Stuttgart 1967.

- Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden (Mammalia, Rodentia) Nordamerikas und Europas. *Mitt. Bayer. Staats-Smlg. Paläont. hist. Geol.* **13**, 141–175, München 1973.
- und H. MAYR: Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. *Paläont. Z.* **49**, 78–93, Stuttgart 1975.

FLEISCHER, G.: Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. *Säugetierkdl. Mitt.* **21**, 131–239, München 1973.

- Hearing in extinct Cetaceans as determined by cochlear structure. *J. Paleont.* **50**, 133–152, Lawrence 1976.

FLEROV, C. C.: On the origin of the mammalian fauna of Canada. In: HOPKINS, D. M. (ed.): *The Bering land bridge*. 271–280, Stanford (Univ. Press) 1967.

- and M. A. SABLOZKIJ: On the causative factors responsible for the change of the bison areal. *Bull. Mosk. Obshc. Ispyt. Prov. Otd. Biol.* **66**, 99–109, 1961.

FORDYCE, R. E.: The development of the circumantarctic current and the evolution of the Mysticeti (Mammalia: Cetacea). *Palaeogeogr., Palaeoclimat. and Palaeoecol.* **21**, 265–271, Amsterdam 1977.

FREUDENTHAL, M.: *Deinogalerix koenigswaldi nov. gen., nov. sp.*, a giant insectivore from the Neogene of Italy. *Scripta Geol.* **14**, 1–19, Leiden 1972.

- Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (Prov. Foggia, Italy). *Scripta Geol.* **37**, 1–23, Leiden 1976.

GABOUNIA, L.: Contribution à la connaissance des mammifères paléogènes du bassin de Zaissan (Kazakhstan central). *Géobios, Mém. spéc.* **1**, 29–37, Lyon 1977.

- und B. A. TROFIMOV: Zusammenhänge tertiärer Säugetiere Europas und Asiens. *22. Internat. Geol. Kongr., Ber. Sowjet. Paläont., Probl.* **8**, Moskau (Adad. Nauk USSR) 1964.

GALIANO, H., and D. FRAILEY: *Chasmaphorhetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *Amer. Mus. Novitates* **2632**, 1–16, New York 1977.

GAUTIER, A.: Camelus thomasi from the Northern Sudan and its bearing on the relationship C. thomasi — C. bactrianus. *J. Paleont.* **40**, 1368–1372, 1966.

GEIST, V.: The relation of social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphasis on the Old World deer and the genus Bison. *Quatern. Res.* **1**, 285–315, New York 1971.

- On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Amer. Zoolog.* **14**, 205–220, USA 1974.

GENTRY, A. W.: Historical zoogeography of Antelops. *Nature* **217**, No. 5131, 874–875, London 1968.

- The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. *Fossil Vertebrates of Africa* **2**, 243–323, London (Acad. Press) 1970.
- The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion faunas. *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol.* **20**, No. 6, 229–296, London 1971.
- A new genus and species of Pliocene boselaphine (Bovidae, Mammalia) from South Africa. *Ann. South-Afric. Mus.* **65** (5), 145–188, Cape Town 1974.
- and A. GENTRY: Fossil camels in Kenya and Tanzania. *Nature* **222**, No. 5196, 898, London 1969.

GEVIN, P., R. LAVOCAT, N. MONGEREAU et J. SUDRE: Découverte de Mammifères dans la moitié inférieure de l'Éocène continental du Sahara. *C. R. Acad. Sci. (D)* **280**, 967–968, Paris 1975.

GILL, E. D.: Fossil sea lion as a palaeoclimatological indicator. *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.* **5**, 235–239, 1968.

GINGERICHS, Ph. D.: Systematic position of the alleged primate *Lantianius xiehuensis* Chow, 1964, from the Eocene of China. *J. Mammal.* **57**, 194–198, USA 1976.

- A small collection of fossil vertebrates from the Middle Eocene Kuldana and Kohat formations of Punjab (Pakistan). *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan* **24** (18), 190–203, Ann Arbor 1977.

GINGERICH, Ph. D.: The Stuttgart collection of Oligocene primates from the Fayum Province of Egypt. *Paläont. Z.* **52**, 82–92, Stuttgart 1978.

— and M. J. SCHOENINGER: The fossil record and primate phylogeny. *J. Human. Evol.* **6**, 483–505, USA 1977.

GINSBURG, L.: Les Tayassuidés des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* **6**, 55–85, Montpellier 1974.

— Cynelos lemanensis (Pomél), carnivore ursidé de l'Aquitaniens d'Europe. *Ann. de Paléont. (Vert.)* **63**, 57–104, Paris 1977.

GLAESSNER, M. F.: Isolation and communication in the geological history of the Australian fauna. The Evolution of living organisms. *Symp. R. Soc. Vict.* 1959, 242–249, Melbourne 1962.

GOLPE-POSSE, J. M.: Suiformes de Terciario español y sus yacimientos. *Publ. Inst. Prov. Paleont.* Sabadell, 1–197, Sabadell 1972.

GORGAS, M.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darm-Kanal der Sciuro-morpha, Hystricomorpha und Caviomorpha (Rodentia). *Z. wiss. Zool.* **175**, 237–404, 1967.

GRADZINSKI, R., Z. KIELAN-JAWOROWSKA and T. MARYANSKA: Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions. *Acta geol. Polon.* **27** (3), 281–318, Warszawa 1977.

GUÉRIN, C.: Diceros douariensis nov. sp., un rhinocéros du Mio-Pliocène de Tunisie du Nord. *Doc. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon* **16**, 1–50, Lyon 1966.

GUILDAY, J. E.: The Pleistocene history of the Appalachian mammal fauna. In: HOLT, P. C. and al. (eds.): The distributional history of the Biota of the Southern Appalachians III. 233–262, Blacksburg 1971.

GUTHRIE, D. A.: The carotid circulation in the Rodentia. *Bull. Mus. Compar. Zool.* **128**, 457–481, Cambridge 1963.

— and J. V. MATTHEWS: The Cape Deceit fauna — early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan arctic. *Quatern. Res.* **1**, 474–510, London & New York 1971.

HAAS, G.: On the occurrence of Hippopotamus in the iron age of the coastal area of Israel (Tell Quasileh). *Bull. Amer. Schools Orient. Res.* **132**, 30–34, 1953.

HAHN, G.: Beiträge zur Fauna der Grube Guimaroña Nr. 3. Die Multituberculata. *Palaeontographica (A)* **133**, 1–100, Stuttgart 1969.

— Neue Zähne von Haramiyiden aus der deutschen Ober-Trias und ihre Beziehungen zu den Multituberculaten. *Palaeontographica (A)* **142**, 1–15, Stuttgart 1973.

— Neue Schädelreste von Multituberculaten (Mamm.) aus dem Malm Portugals. *Geol. & Palaeontologica* **11**, 161–186, Marburg 1977.

HAMILTON, W. R.: The Lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Libya. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* **21**, 73–150, London 1973.

HARRIS, J. M., and R. WATKINS: New early Miocene vertebrate locality near Lake Rudolf, Kenya. *Nature* **252**, 576–577, London 1974.

HARTENBERGER, J.-L.: Nouvelles découvertes de rongeurs dans le Déséadense (Oligocène inf.) de Salla Luribay (Bolivie). *C. R. Acad. Sci. (D)* **280**, 427–430, Paris 1975.

— Évolution des rongeurs primitifs de l'ancien monde. *Coll. intern. C. N. R. S. No. 218*, Paris, 1973, 777–790, Paris 1975.

— (éd.): Faunes de Mammifères du Paléogène d'Eurasie. *Géobios, Mém. spéc.* **1**, 1–238, Lyon 1977.

HEINTZ, E.: Origine, migration et paléobiogéographie des Palaeotraginae (Giraffidae, Artiodactyla) artévallisiens de l'ancien monde. *Coll. intern. C. N. R. S. No. 218*, Paris 1973, 723–729, Paris 1975.

HEISSIG, K.: Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *Säugetierkd. Mitt.* **21**, 25–30, München 1973.

— Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. *Mitt. Bayer. Staats-Smlg. Paläont. & histor. Geol.* **14**, 21–35, München 1974.

— Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens. *Geol. Jb. (B)* **19**, 3–121, Hannover 1976.

— und SCHMIDT-KITTLER: Ein primitiver Lagomorphe aus dem Mitteloligozän Süddeutschlands. *Mitt. Bayer. Staatssmlg. Paläont. & histor. Geol.* **15**, 57–62, München 1975.

**HEMMER, H.:** Zur systematischen Stellung von „*Jansofelis vaufreyi*“ BONIFAY, 1971, und „*Felis lunellensis*“ BONIFAY, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1972, 215–223, Stuttgart 1972.

- Studien zur Systematik und Biologie der Sandkatze (*Felis margarita* Loche, 1858). Z. Kölner Zoo 17, H. 1, 11–20, Köln 1974.
- Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera (Panthera) leo* (Linnaeus 1758). Veröffentl. Zool. Staats-Smlg. München 17, 167–280, München 1974.

**HENDEY, Q. B.:** The evolution and dispersal of the Monachinae (Mammalia: Pinnipedia). Ann. South Afr. Mus. 59, 99–113, Johannesburg 1972.

- A Pliocene ursid from South Africa. Ann. S.-Afric. Mus. 59, 115–132, Kapstadt 1972.
- Fossil peccary from the Pliocene of South Africa. Science 192, 787–789, USA 1976.
- and C. A. REPPENING: A Pliocene phocid from South Africa. Ann. S.-Afric. Mus. 59, 71–98, Kapstadt 1972.

**HENKEL, S., und B. KREBS:** Der erste Fund eines Säugetierskelettes aus der Jura-Zeit. Umschau 77 (7), 217–218, Frankfurt (M.) 1977.

**HENNIG, W.:** Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, 1950.

**HEPTNER, V.:** Centres of speciation in the fauna of the Palearctic desert and steppe zone. Proc. XVth Intern. Congr. Zool., London 1958, 155–157, 1959.

- und A. A. NASIMOVITSCH: Der Elch (*Alces alces* L.). Neue Brehm-Bücherei 386, 1–231, Wittenberg 1967.

**HERSHKOVITZ, Ph.:** Notes on Tertiary platyrhine monkeys and description of a new genus from the Late Miocene of Colombia. Folia primat. 12, 1–37, Basel 1970.

**HERTER, K.:** Studien zur Verbreitung der europäischen Igel. Arch. Naturgesch. n. F. 3, 313–382, Berlin 1934.

**HIRSCHFELD, S. E.:** A new fossil anteater (Edentata, Mammalia) from Colombia, S.A. and evolution of the Vermilingua. J. Paleont. 50, 419–422, USA 1976.

- and S. D. WEBB: Plio-Pleistocene megalonychid sloths of North America. Bull. Florida State Mus. 12, 213–296, Gainesville 1968.

**HOFFSTETTER, R.:** Les mammifères pléistocènes de la République de l'Équateur. Mém. Soc. géol. France n. s. 66, 1–3–1, Paris 1952.

- Un gisement de vertébrés tertiaires à Sacaco (Sud-Pérou), témoin néogène d'une migration de faunes australes, au long de la côte occidentale sud-américaine. C. R. Acad. Sci. 267, Sér. D, 1273–1276, Paris 1968.
- Un primate de l'Oligocène inférieur sud-américain: *Branisella boliviiana* gen. et sp. nov. C. R. Acad. Sci. 269, 434–437, Paris 1969.
- Radiation initiale des mammifères placentaires et biogéographie. C. R. Acad. Sci. (D) 270, 3027–3030, Paris 1970.
- L'histoire biogéographique des marsupiaux et la dichotomie marsupiaux-placentaires. C. R. Acad. Sci. (D) 271, 388–391, Paris 1970.
- Relationships, origins, and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: A modern reinterpretation. Evolutionary Biol. 6, 323–347, New York (Meredith Corpor.) 1972.
- Phylogeny and geographical deployment of the Primates. J. Human. Evol. 3, 327–350, 1974.
- Les marsupiaux et l'histoire de mammifères: aspects phylogéniques et chorologiques. Coll. intern. C. N. R. S. No. 218, Paris 1973, 591–609, Paris 1975.
- Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie I. Introduction au Déséadense de Bolivie. Palaeovertebrata 7 (3), 1–14, Montpellier 1976.
- Origine et principales dichotomes des Primates simiiformes (= Anthropoidea). C. R. Acad. Sci. (D) 284, 2095–2098, Paris 1977.
- et R. LAVOCAT: Découverte dans les Déséadien de Bolivie des genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des rongeurs caviomorphes. C. R. Acad. Sci. (D) 271, 172–175, Paris 1970.

**HOOIJER, D. A.:** Miocene Mammalia of Congo. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sci. géol. 46, IX + 77, Tervuren 1963.

- Indo-australian insular elephants. Genetica 38, 143–162, s'Gravenhage 1967.
- A rhinoceros from the Late Miocene of Fort Ternan, Kenya. Zool. Mededel. 43, 77–92, Leiden 1969.

22 Thenius, Verbreitungsgeschichte 2. A.

HOOIJER, D. A.: Pleistocene South-east Asiatic pygmy stegodonts. *Nature* **225**, No. 5231 474–475, London 1970.

— and V. J. MAGLIO: The earliest Hipparrison South of the Sahara, in the Late Miocene of Kenya. *Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* **76**, 311–315, Amsterdam 1973.

HSÜ, T. C., and K. BENIRSCHKE: An atlas of Mammalian chromosomes I–X. Berlin-New York (Springer) 1967–1977.

HUGUENY, M.: Les talpidés (Mammalia, Insectivora) de Coderet-Branssat (Allier) et l'évolution de cette famille au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe. *Docum. Labor. Géol. Fac. Sci., Lyon, Notes & Mém.* **50**, 1–81, Lyon 1972.

HUNT, R. M.: The auditory bulla in Carnivora. *J. Morph.* **143**, 21–76, USA 1974.

HUSSAIN, S. T., H. DE BRUIJN and J. M. LEINDERS: Middle Eocene rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). I–III. *Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* **81**, 74–112, Amsterdam 1978.

— R. M. WEST, J. MUNTHE and J. R. LUKACS: The Daud Khel Local fauna: A preliminary report on a Neogene Vertebrate assemblage from the Trans-Indus Siwaliks, Pakistan. *Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus.* **16**, 1–17, USA 1977.

HUTCHISON, J. H.: Fossil talpidae (Insectivora, Mammalia) from the Later Tertiary of Oregon. *Bull. Mus. Natur. Hist.* **11**, 1–117, Eugene 1968.

— Notes on the type specimens of European Miocene talpidae and a tentative classification of Old World Tertiary talpidae (Insectivora; Mammalia). *Géobios* **7**, 211–256, Lyon 1974.

JACOBS, L. A.: A new genus of murid rodent from the Miocene of Pakistan and comments on the origin of the Muridae. *Paleobios* **25**, 1–11, Berkeley 1977.

JAEGER, J. J.: Un Cténodactylidé (Mammalia, Rodentia) nouveau, Irhoudia bohlini n. g., n. sp., du Pléistocène inférieur du Maroc. Rapports avec les formes actuelles et fossiles. *Notes Serv. géol. Maroc* **31**, No. 237, 113–140, 1971.

— Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertébrata* **7** (4), 91–125, Montpellier 1977.

— Les rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertébrata* **8**, 1–166, Montpellier 1977.

JANOSSY, D.: Nacheiszeitliche Wandlungen der Kleinsäugerfauna Ungarns. *Zool. Anz.* **164**, 114–121, 1960.

— Letztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kálmán Lambrecht-Höhle (Bükk-Gebirge, NO-Ungarn) II. *Acta zool. Acad. Sci. Hungar.* **10**, 139–197, Budapest 1964.

— Middle Pliocene microvertebrate fauna from the Ozstramos Loc. I (Northern Hungary). *Ann. Histor.-natur. Musei Nation. Hungar.* **64**, 27–52, Budapest 1972.

JEPSEN, G. L.: Early Eocene bat from Wyoming. *Science* **154**, 1333–1339, New York 1966.

JOLLY, Cl. J.: Hadropithecus: a lemuroid small-object feeder. *Man n. s.* **5**, 619–626, London 1970.

— The classification and natural history of Theropithecus (*Simopithecus* Andrews 1916) baboons of the African Plio-Pleistocene. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* **22** (1), 1–123, London 1972.

KAHLKE, H. D.: Die Südgrenze des spätpleistozänen europäisch-sibirischen Faunenblocks in Ostasien. *Quartärpaläont.* **1**, 243–253, Berlin 1975.

KELLOGG, R.: What is known of the migrations of some of the whalebone whales. *Smithson. Rept. for 1928*, 467–494 (Publ. No. 2997), Washington 1929.

KERMACK, D. M., K. A. KERMACK and F. MUSETT: The Welsh pantothere Kuehneotherium praecursoris. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **47**, 407–423, London 1968.

KERMACK, K. A.: The complex of early mammals. *Coll. intern. C. N. R. S.* No. **218**, 563–571, Paris 1975.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z.: Skull structure and affinities of the Multituberculata. *Palaeont. Polon.* **25**, 5–41, Warszawa 1971.

— Evolution and migrations of the Late Cretaceous Asian mammals. *Coll. intern. C. N. R. S.* No. **218**, Paris 1973, 573–582, Paris 1975.

— Preliminary description of two new eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia. *Palaeont. Polon.* **33**, 5–16, Warszawa 1975.

— Evolution of the Therian mammals in the Late Cretaceous of Asia II. Postcranial skeleton in *Kennalestes* and *Asioryctes*. *Palaeont. Polon.* **37**, 65–83, Warszawa 1977.

KIRSCH, J. A. W.: Prodromus of the comparative serology of Marsupialia. *Nature* **217**, 418–420, London 1968.

KITTS, D. B.: Pleistocene musk-ox from New York and the distribution of the musk-oxen. Amer. Mus. Novitat. **1607**, 1–8, New York 1953.

KOENIGSWALD, G. H. R. von: Miocene Cercopithecoidea and Oreopithecoidea from the Miocene of East Africa. Fossil Vertebrates of Africa **1**, 39–51, London (Acad. Press) 1969.

KOLLMANNSPERGER, F.: Terricole Oligochaeten in der Gebirgswüste des Ennedi im Nord-Tschad-gebiet, eine tiergeographische Untersuchung. Zool. Anz., Suppl. **23**, 374–377, 1960.

KOWALSKI, K.: The stratigraphic importance of rodents in the studies on the European Quater-nary. Folia Quaternaria **22**, 1–16, Krakau 1966.

— Fossil lemmings (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. Acta Zool. Cracov. **22** (7), 297–316, Krakow 1977.

KRAGLIEVICH, J. L., et A. G. DE OLIZABAL: Los prociónidos extinguidos del genero Chapalma-lania Amegh. Rev. Museo Argent. Cien. Natur. **6**, 1–59, 1959.

KRAMARENKO, N. N. (ed.): Mesozoic and Cenozoic faunas and biostratigraphy of Mongolia. Sovmestn. Sovj.-Mongol. Paleont. Exp. Trudy **1**, 1–380, Moskau 1974.

— (ed.): Zoogeography of the Palaeogene in Asia. Trudy Paleont. Inst. **146**, 1–302 (russ.), Moscow 1974.

KRETZOI, M.: Die altpaleozänen Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. Geol. Hungar., Ser. Palaeont. **27**, 1–264, Budapest 1956.

— Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie — Stand 1969. Vertebr. Hungar. **11**, 155–193, Budapest 1969.

— Bemerkungen zur Spalaciden-Phylogenie. Vertebr. Hungar. **12**, 111–121, Budapest 1971.

— New ramapithecines and Pliopithecus from the lower Pliocene of Rudabanya in north-eastern Hungary. Nature **257**, 578–581, London 1975.

KRISHTALKA, L.: Early Tertiary Adapisoricidae and Erinaceidae (Mammalia, Insectivora) of North America. Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist. No. **1**, 1–40, Pittsburgh 1976.

— Early Eocene euramerican Insectivora. Géobios, Mém. spéc. **1**, 135–139, Lyon 1977.

KROTT, P.: Der Vielfraß (*Gulo gulo* L. 1758). Zur Kenntnis seiner Naturgeschichte und seiner Bedeutung für den Menschen. Monogr. Wildsäugetiere **13**, VII + 159, Jena (Fischer) 1959.

KRUSKA, D.: Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla OWEN, 1848, ins-besondere der Teilordnung Suina GRAY, 1868. Z. Säugetierkde. **35**, 214–238, Hamburg 1970.

KÜHNE, W. G.: Kimeridge mammals and their bearing on the phylogeny of the Mammalia. In: DRAKE, E. C. (ed.): Evolution and environment. 109–123, New Haven & London (Yale Univ. Press) 1968.

— The systematic position of Monotremes reconsidered (Mammalia). Z. Morph. Tiere **75**, 59–64, Berlin 1973.

KURTÉN, B.: Notes on some Pleistocene mammal migrations from the Palaeartic to the Nearctic. Eiszeitalter & Gegenwart **14**, 96–103, Öhringen 1963.

— Pleistocene mammals and the Bering bridge. Comment. Biol. Soc. Fennica **29**, No. 8, 1–7, Helsinki 1966.

— Pleistocene bears of North America—I. Genus Tremarctos, spectacled bears. Acta Zool. Fenn. **115**, 1–120, Helsinki 1966.

— Pleistocene Jaguars in North America. Comment. Biol. **62**, 1–23, Helsinki 1973.

— A history of coyote-like dogs (Canidae, Mammalia). Acta Zool. Fennica **140**, 1–38, Helsinki 1974.

— Fossil puma (Mammalia: Felidae) in North America. Netherld. J. Zool. **26**, 502–534, Holland 1976.

— Transberingian carnivore populations in the Pleistocene. Akad. Wiss. SSSR, Fernöstl. Wiss. Zentr., 258–262, Wladiwostok 1976.

— and R. RAUSCH: Biometric comparisons between North American and European mammals. Acta Arctica **11**, 1–44, 1959.

— and M. CRUSAFOINT: Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). Comment. Biol. **85**, 1–39, Helsinki 1977.

KUSS, S. E.: Abfolge und Alter der pleistozänen Säugetierfaunen der Insel Kreta. Ber. naturf. Ges. Freiburg (Br.) **60**, 35–83, Freiburg 1970.

— Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpathos und Rhodos (Griechenland). Ber. naturf. Ges. Freiburg (Br.) **65**, 25–79, Freiburg 1975.

KUSS, S. E.: und X. MISONNE: Pleistozäne Muriden der Insel Kreta. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **132**, 55—69, 1968.

LANDRY, St. O.: The interrelationships of the New and Old World Hystricomorph rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. **56**, 1—118, 1957.

LANGGUTH, A.: Die südamerikanischen Canidae mit besonderer Berücksichtigung des Mähnenwolfs Chrysocyon brachyurus Illiger. Z. wiss. Zool. **179**, 1—188, 1969.

LATTIN, G. DE: Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. Zool. Anz. **20**, Suppl., 380—410, Leipzig 1957.

LAVOCAT, R.: Origine et répartition primitive des mammifères tertiaires. Mammalia **19**, 302—308, 1955.

- La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. C. R. Acad. Sci. (D) **269**, 1496—1497, Paris 1969.
- Affinités systématiques des caviomorphes et des Phiomorphes et origine africaine des Caviomorphes. An. Acad. Brasil. cienc. **43**, Suppl., 515—522, Brasilien 1971.
- Les rongeurs du Miocène d'Afrique orientale I. Mém. Trav. Inst. Montpellier IV + 284, Montpellier 1973.
- The interrelationships between the African and South American rodents and their bearing on the problem of the origin of South American monkeys. J. Human Evol. **3**, 323—326, London 1974.
- Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie II. Rongeurs du bassin déséadian de Salla-Luribay. Palaeovertebrata **7** (3), 15—90, Montpellier 1976.

LEAKEY, L. S. B.: Olduvai gorge, 1951—1961. I. Fauna and Background. XIV + 118, Cambridge 1965.

LI, Chuan-kuei: A probable Geomyoid rodent from Middle Miocene of Linchu, Shantung. Vertebrata Palasiatica **12**, 43—53, Peking 1974.

- A Miocene gibbon-like primate from Shihhung, Kiangsu Province. Vertebrata Palasiatica **16** (3), 187—192, Peking 1978.

LILLEGRAVEN, J. A.: Latest Cretaceous mammals of Upper part of Edmonton formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. Univ. Kansas Paleont. Contr. Art. **50** (Vertebr. 12), 1—122, 1969.

- Biogeographical considerations of the marsupial-placental dichotomy. Ann. Res. Ecol. & System. **5**, 263—283, 1974.

LINDROTH, C. H.: The faunal connections between Europe and North America. 1—344, Stockholm (Almqvist & Wiksell) & New York (J. Wiley Sons, Inc.) 1957.

LINDSAY, E. H.: Simimys and the origin of the Crictetidae (Rodentia, Muroidea). Géobios **10** (4), 597—623, Lyon 1977.

LIPPS, J. H., and E. MITCHELL: Trophic model for the adaptive radiations and extinctions of pelagic marine mammals. Paleobiology **2**, 147—155, USA 1976.

LOPEZ, M. N.: Revision sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Neogeno y Cuaternario de España. Thesis Doct. 1—505, Madrid 1977.

- et L. THALER: Sur le plus ancien lagomorph européen et la «grande coupure» oligocène de Stehlin. Palaeovertebrata **6**, 243—251, Montpellier 1975.

LUCKETT, W. O., and F. S. SZALAY (eds.): Phylogeny of the Primates. XIV + 483, New York & London (Plenum Press) 1975.

LYDEKKER, V. J.: The Fauna of the Karnul caves. Palaeont. Indica (10) **4**, Pt. 2, 23—58, Calcutta 1886.

MAGLIO, V. J.: Four new species of Elephantidae from the Plio-Pleistocene of NW-Kenya. Breviora **341**, 1—43, Cambridge 1970.

- Origin and evolution of the Elephantidae. Trans. Amer. Philos. Soc. n. s. **63** (3), 1—149, Philadelphia 1973.
- and A. B. RICCA: Dental and skeletal morphology of the earliest elephants. Verh. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. (1) **29**, 1—51, Amsterdam 1978.

MAIER, W.: Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithecoidea. Z. f. Säugetierkde. **35**, 193—214, Hamburg 1970.

- Die bilophodonten Molaren der Indriidae (Primates) — ein evolutionsmorphologischer Modellfall. Z. Morph. & Anthropol. **68**, 307—344, Stuttgart 1977.

MARCUS, L. F.: The Bingara Fauna. A Pleistocene vertebrate fauna from Murchison County, New South Wales, Australia. Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **114**, 1–145, Berkeley 1976.

MARSHALL, L. G.: New didelphine marsupials from the La Venta fauna (Miocene) of Colombia, South America. J. Paleont. **50**, 402–418, Lawrence 1976.

- Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. Paleobios No. 23, 1–131, Berkeley 1976.
- Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **117**, 1–89, Berkeley 1978.

MARTIN, L. D.: Microtine rodents from the Ogallala Pliocene of Nebraska and the early evolution of the Microtinae in North America. Cl. W. HIBBARD Mem. vol. **3**, 101–110, Ann Arbor 1975.

MARTIN, P. G.: The Darwin Rise Hypothesis of the Biogeographical dispersal of Marsupials. Nature **225**, No. 5228, 197–198, London 1970.

- Marsupial biogeography in relation to continental drift. Mém. Mus. nation. Hist. natur. (A) **88**, 216–236, Paris 1975.

MATTHEW, W. D.: Paleocene faunas of the San Juan basin, New Mexico. Transact. Amer. Philos. Soc. n. s. **30**, VIII + 510, Philadelphia 1937.

MAYHEW, D. F.: The endemic Pleistocene murids of Crete I & II. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. (B) **80** (3), 182–214, Amsterdam 1977.

MCKENNA, M. C.: Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: LUCKETT, W. P., & F. S. SZALAY (eds.): Phylogeny of the Primates. 21–46, New York (Plenum Publ. Co.) 1975.

- and E. MANNING: Affinities and paleobiogeographic significance of the Mongolian Paleogene genus Plenacolophus. Géobios, Mém. spéc. **1**, 61–85, Lyon 1977.

MCKINLEY, D.: Historical note on the Bahama Racoons. J. Mammal. **40**, 248–249, 1959.

MCLAREN, I. A.: Are the Pinnipedia biphyletic? System. Zool. **9**, 18–28, 1960.

MEIN, P.: Une forme de transition entre deux familles de rongeurs. Coll. intern. C. N. R. S. No. **218**, Paris 1973, 759–763, Paris 1975.

MISONNE, X.: Analyse zoogéographique des mammifères de l'Iran. Mém. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. II. Sér. Fasc. **59**, 1–157, Bruxelles 1959.

- African and Indo-Australian muridae. Evolutionary trends. Ann. Mus. Roy. Afr. centr. (8), Sci. Zool. No. **172**, 1–219, Tervueren 1969.

MITCHELL, E.: The Mio-Pliocene Pinniped Imagotaria. J. Fish. Res. Board Canada **25**, 1843–1900, 1968.

- and R. H. TEDFORD: The Enaliarctinae, a new group of extinct aquatic carnivora and a consideration of the origin of the Otariidae. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **151**, 201–284, New York 1973.

MOHR, E., und H. HAYEN: Wasserbüffelhörner im Nordseeraum und bei Danzig. Oldenbg. Jb. **66** (1967), 13–67, 1967.

MONES, A.: Filogenia de la familia Hydrochoeridae (Mammalia: Rodentia). II Semin. sobre chiguires y babas 1–8, Maracay 1976.

MOREAU, R. E.: Viscissitudes of the African biomes in the Late Pleistocene. Proc. Zool. Soc. London **141**, 395–421, 1963.

MORRIS, W. J.: Fossil mammals from Baja California: New evidence on Early Tertiary migrations. Science **153**, 1376–1378, 1966.

MOTTL, M.: Neuer Beitrag zum Hystrix-Horizont Europas. Ann. Naturhist. Mus. **71**, 305–327, Wien 1967.

NIETHAMMER, G. und J.: Der Zwergrauziesel (Talpa minor), ein neues Relikt aus Spanien. Naturwiss. **51**, 148–150, 1964.

NIETHAMMER, J.: Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers (Eliomys quercinus). Z. Säugetierkd. **24**, 35–45, 1959.

- Die Säugetiere von Korfu. Bonn. Zool. Beitr. **13**, 1–49, Bonn 1962.
- Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. Z. Säugetierkd. **29**, 193–220, 1964.

NOVACEK, M. J.: A review of Paleocene and Eocene Leptictidae (Eutheria: Mammalia) from North America. Paleobios **24**, 1–42, Berkeley 1977.

OLSON, E. C., and P. O. McGREW: Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras. Bull. Geol. Soc. Amer. **52**, 1219–1244, New York 1941.

ORLOV, J. A.: Semantor macrurus (Ordo Pinnipedia) aus den neogenen Ablagerungen Westsibiriens. Trudy Inst. Paleozool. Acad. Nauk USSR **2**, 165–268, Moskwa 1933.

ORLOV, J. A.: Perunium ursogulo Orlov, a new gigantic extinct mustelid. *Acta Zool.* **29**, 63—105, Stockholm 1948.

OSBORN, H. F.: Proboscidea I & II. *Amer. Mus. Natur. Hist.* **XL + 802**, XXVII, 805—1675, New York (Amer. Mus. Press) 1936, 1942.

PARENT, J. P.: La région auditive des rongeurs sciurognathes. Caractères anatomiques fondamentaux. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* **282**, 2183—2185, Paris 1976.

PATTERSON, B.: The fossil elephant shrews (Family Macroscelidae). *Bull. Mus. compar. Zool.* **133**, 295—335, Cambridge 1965.

- The fossil aardvarks (Mammalia: Tubulidentata). *Bull. Mus. Compar. Zool.* **147** (8), 185—237, Cambridge 1975.
- A primitive Pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana, Geol.* **33** (22), 397—422, Chicago 1977.
- and R. PASCUAL: The extinct land mammals of South America. 16. Internat. Zool. Congr., program vol.: 138—148, 1963.

PATTON, Th. H., and B. E. TAYLOR: The Protoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae) and the systematics of the Protoceratidae. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **150**, 347—414, New York 1973.

PAULA COUTO, C. DE: Pleistocene Edentates of the West India. *Amer. Mus. Novit.* **2304**, 1—55, 1967.

PETTER, F.: Répartition géographique et écologique des rongeurs désertique (du Sahara occidental à l'Iran oriental). *Mammalia* **25**, 1—222, Paris 1961.

PETTER, G.: Rapports phylétiques des Viverridés (Carnivores fissipèdes). Les formes de Madagascar. *Mammalia* **38**, 605—636, Paris 1974.

- et F. Cl. HOWELL: Origine et radiation du genre *Acinonyx* (Carnivora, Felidae) dans les formations pléistocènes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. *C. R. Acad. Sci. (D)* **282**, 843—845, Paris 1976.

PICKFORD, M.: The taxonomic status and distribution of *Schizochoerus* (Mammalia, Tayassuidae). *Tertiary Res.* **2** (1), 29—38, London 1978.

PILBEAM, D., and A. WALKER: Fossil monkeys from the Miocene of Napak, North-East Uganda. *Nature* **220**, 657—660, London 1968.

PILGRIM, G. E.: The Vertebrate Fauna of the Gaj series in the Bugti Hills and the Punjab. *Mem. Geol. Surv. India n. s. 4*, Mem. 2, 1—83, Calcutta 1912.

- The dispersal of the Artiodactyla. *Biol. Rev.* **16**, 134—163, Cambridge 1941.

PLANE, M.: The occurrence of *Thylacinus* in Tertiary rocks from Papua, New Guinea (Marsupialia). *J. Austral. Geol. Geophys.* **1** (1), 78—79, Canberra 1976.

PORTA, J. DE: Les vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain. *Palaeovertebrata* **2**, 77—94, Montpellier 1969.

POYNTON, I. C.: Contribution to the zoogeography of Southern Africa. *S.-Afr. J. Sci.* **57**, 75—79, 1961.

QIU, Zh., Ch. LI, X. HUANG, Y. TANG, Q. XU, D. YAN and H. ZHANG: Continental Paleocene stratigraphy of Quianshan and Xuancheng Basins, Anhun. *Vertebr. Palasiatica* **15** (2), 85—93 Peking 1977.

RABEDER, G.: Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. *Beitr. Paläont. Österr.* **1**, 5—119, Wien 1976.

RADINSKY, L. B.: Early Tertiary Tapiroidea of Asia. *Bull. Amer. Mus. natur. Hist.* **129**, 181—264, New York 1965.

- The adaptive radiation of the phenacodontid Condylarthres and the origin of the Perissodactyla. *Evolution* **20**, 408—417, Lancaster 1966.
- The early evolution of the Perissodactyla. *Evolution* **23**, 308—328, USA 1969.
- Are stink badger skunks? Implications of neuroanatomy for mustelid phylogeny. *J. Mammalogy* **54**, 585—593, USA 1973.

RADULESCO, C., G. ILIESCO et M. ILIESCO: Un Embrithopode nouveau (Mammalia) dans le Paléogène de la dépression de Hateg (Roumanie) et la géologie de la région. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1976** (11), 690—698, Stuttgart 1976.

RAVEN H. C.: Wallace's line and the distribution of Indo-Australian mammals. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **68** 177—293, New York 1935.

RAY, C. E.: Geography of phocid evolution. System. Zool. **25**, 391–406, USA 1976.

— Phoca wymanni and other Tertiary seals (Mammalia: Phocidae) described from the Eastern seabord of North America. Smithson. Contr. Paleobiol. **28**, 1–36, Washington 1976.

REIG, O. A., and G. G. SIMPSON: Sparassocynus (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. J. Zool. **167**, 511–439, London 1972.

REMANE, E.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Aufl., VI + 264, Leipzig (Geest & Portig) 1956.

RENSEERGER, J. M.: Haplomys and its bearing on the origin of the aplodontoid rodents. J. Mammal. **56**, 1–14, USA 1975.

REPENNING, C. A.: Otarioid evolution. Rapp. P. v. Réunion Cons. intern. Explor. Mer. **169**, 27–33, 1975.

— Enhydra and Enhydriodon from the Pacific coast of North America. J. Res. U.S. Geol. Surv. **4** (3), 305, 315, USA 1976.

— Adaptive evolution of sea lions and walruses. System. Zool. **25**, 375–390, USA 1976.

— and R. H. TEDFORD: Otarioid seals of the Neogene. Geol. Surv., Prof. Pap. **992**, VI + 93, Washington 1977.

RICH, Th. H. V., and D. L. RASMUSSEN: New North American Erinaceine hedgehogs (Mammalia: Insectivora). Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas **21**, 1–54, Lawrence 1973.

RIDE, D. W. L.: A review of Australian fossil Marsupials. J. roy. Soc. W. Austr. **47**, 97–131, Perth 1964.

ROBINSON, P.: Pachytragus solignaci, a new species of Caprine bovid from the Late Miocene Beglia Formation of Tunisia. Notes Serv. géol. No. **37**, Trav. géol. Tunis. **6**, 73–94, Tunis 1972.

ROSE, K. D.: Elpidophorus, the earliest Dermopteran (Dermoptera, Plagiomene). J. Mammal. **56**, 676–679, USA 1975.

— The Carpolestidae. Early Tertiary Primates from North America. Bull. Mus. Compar. Zool. **147** (1), 1–74, Cambridge 1975.

— A new paleocene Epoicotheriid (Mammalia), with comments on the Palaeodontata. J. Paleont. **52** (3), 658, 674, Lawrence 1978.

— and E. L. SIMONS: Dental function in the Plagiomenidae: origin and relationships of the mammalian order Dermoptera. Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan **24** (20), 221–236, Ann Arbor 1977.

ROTHAUSEN, K.: Die Klimabindung der Squalodontidea (Odontoceti, Mamm.) und anderer mariner Vertebrata. Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln **13**, 157–166, 1967.

— Die systematische Stellung der europäischen Squalodontidae (Odontoceti, Mamm.). Paläont. Z. **42**, 83–104, Stuttgart 1968.

— Cetotheriopsis tobieni n. sp., der erste paläogene Bartenwal (Cetotheriidae, Mysticeti, Mamm.) nördlich des Tethysraumes. Abh. hess. L-Amt Bodenforschg. **60**, 131–148, Wiesbaden 1971.

RUSSELL, D. E., et B. SICÉ: Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). Palaeovertebrata **3**, 83–182, Montpellier 1970.

— P. LOUIS and D. E. SAVAGE: Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene. Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **95**, 1–57, Berkeley 1973.

RZEBIK-KOWALSKA, B.: The Pliocene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. II. Soricidae: Paranourosorex and Amblyctopus. Acta zool. Cracov. **20** (6), 167–182, Kraków 1975.

SABATIER, M.: Un nouveau Tachyoryctes (Mammalia, Rodentia) du basin pliocène de Hadar (Éthiopie). Géobios **11**, 95–99, Lyon 1978.

SAHNI, A., and V. P. MISHRA: Lower Tertiary Vertebrates from Western India. Monogr. Palaeont. Soc. India **3**, 1–48, Lucknow 1975.

— and M. C. SRIVASTAVA: Eocene rodents of India: Their palaeobiogeographic significance. Géobios, Mém. sp. **1**, 87–95, Lyon 1977.

SAHNI, M. R., and E. KAHN: Probison dehmi n. g. n. sp., a recent Find of an Upper Sivalik Bovid. Mitt. Bayer. Staatsmgl. Paläont. hist. Geol. **8**, 247–251, München 1968.

SARICH, V. M.: Pinniped phylogeny. System. Zool. **18**, 416–422, Lawrence 1969.

— The giant panda is a bear. Nature **245**, 218–220, London 1973.

SAVAGE, J. M.: The isthmian link and the evolution of neotropical mammals. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Sci. **260**, 1–51, Los Angeles 1974.

SAVAGE, R. J. G.: Megistotherium, gigantic hyaenodont from Miocene of Gebel Zelten, Libya. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. **22** (7), 483—511, London 1973.

- Introduction to the Miocene mammal faunas of Gebel Zelten. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. **22** (8), 513—527, London 1973.
- Review of early Sirenia. System. Zool. **25**, 344—351, Washington 1977.

SCHAFFER, W. M., and Ch. A. READ: The Co-Evolution of social behavior and cranial morphology in sheep and goats (Bovidae, Caprini). Fieldiana Zool. **61** (1), 1—62, Chicago 1972.

SCHERF, H.: Migrationen wilder Rentiere in Fennoskandien. Naturwiss. Rundschau **21**, 309—310, 1968.

SCHEVYREVA, N. S.: The first find of fossorial rodents of the family Mylagaulidae in the Soviet Union. Bull. Acad. Sci. Georgian SSR **62**, 481—484, Tiflis 1971.

- Neue mitteloligozäne Nagetiere Kasachstans und der Mongolei. Trudy Paläont. Inst. No. **130**, Akad. Wiss. USSR. 70—86, Moskau 1971.
- Historical development of some rodents of the Suborder Sciuroomorpha in Asia. Paleont. J., Jg. 1974, 90—100, Moskau 1974.

SCHINDEWOLF, O. H.: Erdgeschichte und Weltgeschichte. Abh. Akad. Wiss. Literar. Mainz, math.-naturw. Kl. Jg. 1964, 53—104, Wiesbaden 1964.

SCHMIDT-KITTNER, N.: Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. Palaeontographica (A) **155**, 1—131, Stuttgart 1976.

- et M. VIANEY-LIAUD: Les relations entre les faunes de rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. C. R. Acad. Sci. (D) **281**, 511—514, Paris 1975.

SCHÜTT, G.: Revision der Cuon- und Xenocyon-Funde (Canidae, Mammalia) aus den altpleistozänen Mosbacher Sanden (Wiesbaden, Hessen). Mainzer Naturw. Arch. **12**, 49—77, Mainz 1973.

- und H. HEMMER: Zur Evolution des Löwen (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän. N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1978 (4), 228—255, Stuttgart 1978.

SCHULTZ, C. B., M. R. SCHULTZ and L. D. MARTIN: A new tribe of saber-toothed cats (Barbourofelini) from the Pliocene of North America. Bull. Univ. Nebraska State Mus. **9** (1), 1—35, Lincoln 1970.

SCHULTZ, W.: Über das Vorkommen von Walen in der Nord- und Ostsee (Ordin. Cetacea). Zool. Anz. **185**, 172—264, Leipzig 1970.

SEGALL, W.: Auditory region in bats including Icaronycteris index. Fieldiana, Zool. **58**, 103—108, Chicago 1971.

SEN, S.: Megapedetes aegaeus n. sp. (Pedetidae) et à propos d'autres « rongeurs africains » dans le Miocène d'Anatolie. Géobios **10** (6), 983—986, Lyon 1977.

- La faune de rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). Bull. Mus. Nation. Hist. natur. (3) No. 465, Sci. terre **61**, 89—172, Paris 1977.

SHER, A. V.: Fossil Saiga in the North of Eastern Siberia and in Alaska. Bjull. Kom. Izuch. Chetvert. Priroda **33**, 97—112, 1967.

- Early Quaternary mammals of Northeastern USSR and the problem of continental connections between Asia and America. Doklady Akad. Nauk USSR, No. 6, 1430—1433, 1967.

SHIKAMA, T., and D. P. DOMNING: Pliocene sirenian in Japan. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan n. s. **80**, 390—396, 1970.

SHOTWELL, J. A.: Evolution and biogeography of the aplodontid and mylagaulid rodents. Evolution **12**, 451—484, 1958.

SICÉ, B.: Dents de Micromammifères de fragments de coquilles d'œufs de Dinosauriens dans la faune de Vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). C. R. Acad. Sci. (D) **267**, 1495—1498, Paris 1968.

- La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). Bull. Mus. Nation. Hist. natur. (3) **99**, 375—405, Paris 1972.
- Pseudorhyncocyon cayluxi FILHOL, 1892, insectivore géant des phosphorites du Quercy. Palaeovertebrata **6**, 33—46, Montpellier 1974.
- Les megadermatidae (Chiroptera, Mammalia) miocènes de Béni Mellal, Maroc. Géol. méditerr. **3** (2), 71—86, Aix-en-Provence 1976.
- Les insectivores et chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'Histoire des faunes de mammifères sur le continent. Paléobiol. contin. **7** (3), 1—25, Montpellier 1976.

- J.-Y. CROCHET et A. INSOLE: Les plus vieilles taupes. *Géobios, Mém. spéc.* **1**, 141—157, Lyon 1977.
- SIDNEY, J.: The past and present distribution of some African ungulates. *Trans. zool. Soc. London* **30**, 1—397, 1965.
- SIMONS, E. L.: Miocene monkeys (*Prohylobates*) from Northern Egypt. *Nature* **223**, No. 5207, 687—689, London 1969.
- Primate evolution. XII + 322, New York & London (Macmillan Publ. Co.) 1972.
- Parapithecus grangeri (Parapithecidae, Old World higher Primates): new species from the Oligocene of Egypt and the initial differentiation of Cercopithecoidea. *Postilla* **166**, 1—12, New Haven 1974.
- Ramapithecus. *Scientific American* **236** (5), 28—35, New York 1977.
- and Ph. D. GINGERICH: New carnivores mammals from the Oligocene of Egypt. *Ann. Geol. Surv. Egypt* **4**, 157—166, Kairo 1974.
- and A. E. WOOD: Early Cenozoic Mammalian faunas Fayum Province, Egypt. I. African Oligocene mammals: Introduction, History of Study, and faunal succession. II. The African Oligocene Rodentia. *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. Yale Univ.* **28**, 1—105, New Haven 1968.
- SIMPSON, G. G.: Evolution, interchange, and resemblance of the North American and Eurasian Cenozoic mammalian faunas. *Evolution* **1**, 218—220, 1947.
- The Argyrolagidae, extinct South American Marsupials. *Bull. Mus. Compar. Zool.* **139** (1), 1—86, Cambridge 1970.
- SKINNER, M. F., and O. C. KAISER: The fossil Bison of Alaska and preliminary revision of the genus. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **89**, 123—256, New York 1947.
- SKOCZEN, St.: Condylurini Dobson, 1883 (Insectivora, Mammalia) in the Pliocene of Poland. *Acta Zool. Cracov.* **21** (8), 291—313, Krakau 1976.
- SLAUGHTER, B. H.: Earliest known marsupials. *Science* **162**, 254—255, New York 1968.
- Earliest known eutherian mammals and the evolution of premolar occlusion. *Texas J. Sci.* **20**, 1—12, 1968.
- Evolutionary trends of chiropteran dentitions. In: SLAUGHTER, B. H., and D. W. WALTER (eds.): About bats. 51—83, Dallas (Southern Methodist Univ. Press) 1970.
- Mid-Cretaceous (Albian) therians of the Butler local fauna, Texas. In: KERMACK, D. M., and K. A. KERMACK (eds.): Early mammals. 131—143, London (Acad. Press) 1972.
- SONDAAR, P. Y.: Paleozoogeography of the Pleistocene mammals from the Aegean. *Opera Botan.* **30**, 65—70, Stockholm 1972.
- and G. J. BOEKSHOTEN: Quaternary mammals in the South Aegean island arc; with notes on other fossil mammals from the Coastal regions of the Mediterranean I u. II. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. B* **70**, 556—576, 1967.
- SPRINGHORN, R.: Revision der alttertiären europäischen Amphicyoniden (Carnivora, Mammalia). *Palaeontographica (A)* **158**, 26—113, Stuttgart 1977.
- STARCK, D.: Le crâne de mammifères. In: GRASSÉ, P.: *Traité de Zoologie* **16**, 405—549, Paris 1967.
- Die Säugetiere Madagaskars, ihre Lebensräume und ihre Geschichte. *Sitz.-Ber. Wiss. Ges. Joh.-W.-Goethe-Univ. Frankfurt (M.)* **11**, No. 3, 63—124 (1—62), Wiesbaden 1974.
- STIRTON, R. A.: Comments on the relationships of the cervoid family Palaeomerycidae. *Amer. J. Sci.* **242**, 635—655, New Haven 1944.
- , R. H. TEDFORD and M. O. WOODBURN: Australian Tertiary deposits containing terrestrial mammals. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* **77**, 1—30, Berkeley & Los Angeles 1968.
- STONEHOUSE, B., and D. GILMORE (eds.): *The Biology of Marsupials*. VI + 486, London (Macmillan Press Ltd.) 1977.
- STORCH, G.: Die Ausbreitung der Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*): Zur Problematik der Inselbesiedlung und Tiergeographie in der Ägäis. *Natur & Mus.* **107** (6), 174—182, Frankfurt (M.) 1977.
- Ein Schuppentier aus der Grube Messel — zur Paläobiologie eines mitteleozänen Maniden. *Natur & Mus.* **180** (10), 301—307, Frankfurt (M.) 1978.
- SUDRE, J.: L'évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l'origine des Cainotheriidae; implications systématiques. *Géobios, Mém. Spéc.* **1**, 213—231, Lyon 1977.
- SYCH, L.: Mixodontia, a new order of mammals from the Paleocene of Mongolia. *Palaeont. Polon.* **25**, 147—158, Warschau 1971.

SZALAY, F. S.: Systematics of the Omomyidae (Tarsiiformes, Primates). Taxonomy, phylogeny, and adaptations. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **156** (3), 157–450, New York 1976.

— and C. C. KATZ: Phylogeny of lemurs, Galagos and Lorises. *Folia primat.* **19**, 88–103, Basel 1973.

TATTERSALL, I.: Subfossil lemuroids and the “adaptive radiation” of the Malagasy lemurs. *Trans. New York Acad. Sci.* (11) **35**, 314–324, New York 1973.

— A note on the age of the subfossil site of Ampasambazimba, Miarinari Province, Malagasy Republic. Amer. Mus. Novit., No. **2520**, 1–6, New York 1973.

— and J. H. SCHWARTZ: Craniodental morphology and the systematics of the Malagasy lemurs (Primates, Prosimii). *Anthrop. Pap. Amer. Mus. Natur. Hist.* **52** (3), 139–192, New York 1974.

TAYLOR, B. E., and S. D. WEBB: Miocene Leptomerycidae (Artiodactyla, Ruminantia) and their relationships. Amer. Mus. Novitates **2596**, 1–22, New York 1976.

TCHERNOV, E.: Succession of Rodent Faunas during the Upper Pleistocene of Israel. *Mammalia depicta*. 1–152, Hamburg (Parey) 1968.

— A Pleistocene faunule from a Karst fissure filling near Jerusalem, Israel. *Verh. naturf. Ges. Basel* **79**, 161–185, 1968.

TEDFORD, R. H.: Marsupials and the new paleogeography. Soc. Econ. Paleont. Miner., Spec. Publ. **21**, 109–126, USA 1974.

— Relationships of pinniped to other carnivores (Mammalia). *System. Zool.* **25**, 363–374, USA 1976.

— and D. FRAILEY: Review of some carnivorans (Mammalia) from the Thomas Farm Local Fauna (Hemingfordian: Gilchrist County, Florida). Amer. Mus. Novitates **2610**, 1–9, New York 1976.

— and E. P. GUSTAFSON: First North American record of the extinct panda *Parailurus*. *Nature* **265** (5595), 621–623, London 1977.

— and al.: Recognition of the oldest known fossil marsupials from Australia. *Nature* **255** (5504), 141–142, London 1975.

— and al.: The discovery of Miocene vertebrates, Lake Frome area, South Australia. *J. Austral. Geol. & Geophys.* **2**, 53–57, 1977.

TEKKAYA, I.: A new species of Tortonian Anthropoid (Primates, Mammalia) from Anatolia. *Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Turkey* No. **83**, 148–165, Ankara 1974.

THALER, L.: Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nation. Hist. natur. n. s. C* **17**, 1–295, 1966.

THENIUS, E.: Über einige Probleme der Stammesgeschichte der Säugetiere. *Z. zool. Syst. Evol.-forschg.* **7**, 157–179, Hamburg 1969.

— Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). *Z. f. Säugetierkde.* **35**, 321–342, Hamburg 1970.

TOBIEN, H.: Paläontologische Ausgrabungen nach jungtertiären Wirbeltieren auf der Insel Chios (Griechenland) und bei Maragheh (NW-Iran). Vereinig. Freunde Univ. Mainz 51–58, Mainz 1968.

— Migrations of Proboscideans and Lagomorphs (Mammalia) via Bering strait land bridge in the Late Cenozoic. All-Union Symp. Bering Land bridge, 56–61, Khabarovsk (Acad. Sci. USSR) 1973.

— Neue Säugetierfaunen des Jungtertiärs aus Anatolien. *Senckenbergiana leth.* **55**, 445–454, Frankfurt (M.) 1974.

— Pleistocene Warmzeiten und Säugetiere in Europa. *Quartärpaläont.* **1**, 221–233, Berlin 1975.

— Zur paläontologischen Geschichte der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia). *Mainzer geowiss. Mitt.* **5**, 143–225, Mainz 1976.

— Brachydonty and Hypsodonty in some Paleogene Eurasian Lagomorphs. *Mainzer geowiss. Mitt.* **6**, 161–175, Mainz 1978.

TROFIMOV, B. A. (ed.): The Late Cenozoic mammals of the South-West of the USSR. 1–102, Kishinev 1974.

VAN DER MEULEN, A. J.: Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* **17**, 1–144, Rom 1973.

VAN VALEN, L.: Monophyly or diphyley in the origin of whales. *Evolution* **22**, 37–41, 1968.

VIANEY-LIAUD, M.: Caractéristiques évolutives des rongeurs de l'oligocène d'Europe occidentale. Coll. intern. C. N. R. S. No. 218, Paris 1973, 765–776, Paris 1975.

— Les Issiodromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 7, 1–115, Montpellier 1976.

VORONTSOV, N. N., and E. A. LIAPUNOVA: Cytogenetical evidence for Transcaucasian-Sonoran disjunction in ranges of certain mammals. *Zool. J.* 51 (11) (russ.), 1697–1704, Moskau 1972.

WAHLERT, J. H.: *Protoptychus*, a hystricomorphous rodent from the Late Eocene of North America. *Breviora* No. 419, 1–14, Cambridge 1973.

WALKER, A.: True affinities of *Propotto leakeyi* SIMPSON 1967. *Nature* 223, 647–648, London 1969.

WEBB, S. D.: Pleistocene Llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. In: WEBB, S. D. (ed.): Pleistocene mammals of Florida. 170–213, Gainesville (Univ. Flor. Press) 1974.

WEERD, A. VAN DE: Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alhambra Region, Spain. *Utrecht Micropaleont. Bull. Spec. Publ.* 2, 1–257, Utrecht 1976.

— R. ADROVER, P. MEIN and D. SOVIA: A new genus and species of the Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene of south-western Europe. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. (B)* 80, 429–439, Amsterdam 1977.

WELLS, L. H.: Speculations on the palaeogeographic distribution of antelopes. *S. Afric. J. Sci.* 53, 423–424, 1967.

WENZEL, E., und Th. HALTENORTH: System der Schleichkatzen (Viverridae). *Säugetierkd. Mitt.* 20, 110–127, München 1972.

WEST, R. M., and M. R. DAWSON: Mammals from the Palaeogene of the Eureka sound Formation: Ellesmere Island, Arctic Canada. *Géobios, Mém. Spéc.* 1, 107–124, Lyon 1977.

WETTSTEIN, O.: Die Säugerwelt der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. *Ann. Naturhist. Mus.* 52, 245–278, Wien 1942.

WETZEL, R. M.: The Chacoan peccary *Catagonus wagneri* (Rusconi). *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 3, 1–36, Pittsburgh 1977.

WHITE, J. A.: A new porcupine from the Middle Pleistocene of the Anza-Borrego desert of California. *Contr. Sci. Los Angeles Cty. Mus.* 136, 1–15, 1968.

WHITMORE, F. C., and L. M. GARD: Steller's sea cow (*Hydrodamalis gigas*) of Late Pleistocene age from Amchitka, Aleutian Islands, Alaska. *Geol. Surv. Prof. Pap.* 1036, 1–19, Washington 1977.

— and A. E. SANDERS: Review of the Oligocene Cetacea. *System. Zool.* 25, 304–320, Washington 1977.

WILKINSON, A. D.: The lower Miocene Suidae of Africa. *Fossil Vertebrates of Africa* 4, 173–282, London (Acad. Press) 1976.

WITTE, G. R.: Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente. *Bonn. Zool. Beitr.* 16, 165–248, 1965.

WOLOSZYN, B. W., and N. A. MAYO: Postglacial remains of a vampire bat (Chiroptera: Desmodus) from Cuba. *Acta zool. Cracov.* 19 (13), 253–2, Krakow 1974.

WOOD, A. E.: Eocene radiation and phylogeny of the rodents. *Evolution* 13, 354–361, Lancaster 1959.

— An Eocene hystricognathous rodent from Texas: its significance in interpretations of continental drift. *Science* 175 (4027), 1250–1251, Washington 1972.

— Eocene rodents, Pruett Formation, southwest Texas; their pertinence to the origine of South American Caviomorpha. *Pearce-Sellards Ser.* 20, 1–40, USA 1973.

— and B. PATTERSON: The rodents of the Deseadense Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bull. Mus. Compar. Zool.* 120, 279–428, 1959.

— Relationships among hystricognathous and hystricomorphous rodents. *Mammalia* 34, 628–639, Paris 1970.

WOODBURNE, M. O.: The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary and its bearing on classification. *Mem. South. Calif. Acad. Sci.* 7, 1–48, Los Angeles 1968.

— and R. H. TEDFORD: The first Tertiary Monotreme from Australia. *Amer. Mus. Novitates* No. 2588, 1–11, New York 1975.

ZEUNER, F. E.: Geschichte der Haustiere. Wiss. Bearb. durch J. BOESSNECK und Th. HALTENORTH. 1–448, München (Bayer. Landw. Verlag) 1967.

ZHAI, R.: More fossil evidence favouring on Early Eocene connection between Asia and Nearctic. Mem. Inst. Vert. Paleont. & Paleoanthrop. **13**, 107–115, Peking 1978.

— U. ZHENG and Y. TONG: Stratigraphy of the mammal-bearing Tertiary of the Turfan Basin, Sinkiang. Mem. Inst. Vert. Paleont. & Paleoanthrop. **13**, 68–81, Peking 1978.

ZHOU, M., Y. ZHANG, B. WANG and S. DING: Mammalian fauna from the Paleocene of Nanxiong basin, Guangdong. Mem. Inst. Vert. Paleont. & Paleoanthr. Acad. Sinica **153** (20), 1–100, Peking 1977.

## 5. Nachträge

S. 33, 39, 83 und 95: *Didelphis marsupialis virginiana* wird von GARDNER (1973) als eigene Art klassifiziert.

S. 95: Die taxonomische Stellung des nordamerikanischen Bibers wird diskutiert (*Castor fiber canadensis* oder *C. canadensis*).

S. 95 und 230: Die Abtrennung der nordamerikanischen *Lagurus*-Arten als eigene Gattung (*Lemmiscus*) wird diskutiert.

S. 145: Zebras (Subgenus *Dolichohippus* und *Hippotigris*) sind nach CHURCHER and RICHARDSON (in MAGLIO and COOKE 1978) erstmals aus dem jüngsten Pliozän Afrikas nachgewiesen.

S. 154: Neuerdings sind durch FOX (1979) auch Nyctitheriidae (*Paranyctoides*) aus der Oldman-Formation (Ober-Kreide) nachgewiesen.

S. 166: Die ältesten Nagetiere (*Paramys*) und Unpaarhufer (*Hyracotherium*) sind aus dem Clarkforkian bekannt, das bisher als jüngste Stufe des Paleozän angesehen wurde. Nach neuesten Erkenntnissen entspricht es jedoch dem ältesten Eozän.

S. 184 und 223: *Paracitellus* aus dem Oligo-Miozän Europas wird von HEISSIG (1979) nach dem Gebiß als Angehöriger der Aplodontidae klassifiziert.

S. 187 und 292: *Gaindatherium* wird neuerdings auch aus dem Mittelmiozän von Portugal gemeldet.

S. 224: *Metasayimys* ist in jüngster Zeit auch aus dem Miozän von Saudi-Arabien beschrieben worden.

S. 235: *Ernanodon antelios* (Fam. Ernanodontidae) aus dem Jung-Paleozän von Südchina wird von DING (1979) als Xenarthre klassifiziert. *Ernanodon* ist zweifellos ein grabendes Säugetier ohne Dermalverknöcherungen und mit etwas reduziertem Gebiß sowie beginnender (!) xenarthraler Gelenkung der hinteren Thoracalwirbel.

S. 239, 240 und 242: Der Bambusbär (*Ailuropoda melanoleuca*) ist nach THENTUS (1979) ein Angehöriger der Bärenartigen, der sich jedoch frühzeitig von den eigentlichen Bären (Ursidae) getrennt hat. Nach der Merkmalskombination ist er als Angehöriger einer eigenen Familie (Ailuropodidae) zu klassifizieren. Die Ähnlichkeiten mit *Ailurus* beruhen auf Symplesiomorphien bzw. Parallelerscheinungen. Die Katzenbären bilden eine eigene Unterfamilie (Ailurinae) der Procyoniden.

S. 273: *Zarafa* aus dem Alt-Miozän Afrikas ist nach HAMILTON (in MAGLIO and COOKE 1978) ein Synonym von *Canthumeryx* (Palaeomerycidae).

## 6. Register<sup>1)</sup>

### A

*Abderites* 125, 200  
*Aboylestes* 176  
*Abrocoma* 86, 232  
*Acanthion* 111, 113  
*Acaremys* 124  
*Acdestis* 125, 200  
*Aceratherium* 140, 145, 178, 179, 181, 187, 290,  
    292, 293, 294  
*Achaenodon* 263  
*Achlyscitis* 125, 199  
*Acinonyx* 104, 109, 113, 188, 191, 240, 248, 249,  
    251  
*Acratocnus* 237  
*Acrobates* 81, 201  
*Acrocodia* 291  
*Acrodelphis* 167, 187, 288  
*Actenomys* 127  
*Adapis* 175, 177, 180, 212  
*Adapisorex* 176, 205  
*Addax* 280  
*Adelphomys* 127  
*Adenota* 108, 149, 280  
*Adinotherium* 128  
*Adjidaumo* 160, 181  
*Adunator* 176  
*Advenimus* 224  
*Aegoceros* 284  
*Aegyptopithecus* 135, 138, 216  
*Aelurodon* 165, 246  
*Aelurogale* 177, 248  
*Aeluroidea* 248 ff.  
*Aenocyon* 130, 170, 247, 248  
*Aeolopithecus* 138  
*Aepyceros* 103, 108, 149, 280  
*Aepyprymnus* 81, 115, 202  
*Aethechinus* 148  
*Äthiopis(che Region)* 71, 101 ff.  
*Aethomys* 148  
*Aetiocetus* 162, 285

*Africanomys* 139, 142, 224  
Afrika, vorzeitliche Säugetierfaunen 133 ff.  
„*Afrochoerus*“ 149  
*Afrocrietodon* 139, 143, 229  
*Afrocyon* 143  
*Aglaocetus* 285  
*Agnotocastor* 159, 225  
*Agorophius* 286  
*Agriocetus* 182  
*Agriochoerus* 267  
*Agriotherium* 143, 185, 191, 243, 245  
*Ailuravus* 177, 223  
„*Ailureidopus*“ = *Ailuropoda*  
*Ailuropoda* 96, 188, 191, 239, 242, 348  
*Ailurus* 96, 240, 242  
*Akodon* 130, 227  
*Aksyiria* 177  
*Alachtherium* 254, 256  
*Albanensia* 224  
*Albertogaudrya* 124  
*Alcelaphus* 108, 149, 280  
*Alces* 93, 101, 171, 188, 192, 270, 271  
*Aletocyon* 165  
*Alilepus* 166, 185, 258, 259, 261  
*Allactaga* 99, 190, 227  
*Allenopithecus* 105, 217  
*Allocebus* 212  
allochthone Elemente 32  
*Allocricetus* 190, 229  
*Allodelphis* 168  
*Allodesmus* 167, 253, 254  
*Allohippus* 186, 193  
„*Allohippus*“ = *Plesippus*  
*Allomys* 180, 221  
*Allophaiomys* 170, 231  
*Alloptox* 185, 261  
*Allosorex* 184, 207  
*Almogaver* 177  
*Alopeccocyon* 185, 241  
*Allopex* 93, 191, 246, 247, 248

<sup>1)</sup> Stratigraphische Begriffe s. Tabelle 1 (S. 24), 2 (S. 25) und 3 (S. 30).

*Alouatta* 86, 131, 211, 214  
*Alphadon* 121, 154, 155, 197  
*Alsaticopithecus* 212  
*Altanius* 213  
*Alticamelus* 164, 166, 262, 267, 268, 269  
*Alticola* 230  
*Alticonodon* 154  
*Amblotherium* 153  
*Amblycoptus* 207  
„*Amblypoda*“ 48  
*Amblyrhiza* 132  
*Amblysomus* 105, 205  
*Amebelodon* 167, 187, 305  
*Amelotabes* 239  
*Ameniscomys* 184, 221  
*Amerhippus* 130, 297  
*Ammodorcas* 108, 281  
*Ammotragus* 148, 282, 283  
*Amphechinus* 141, 163, 178, 179, 180, 206  
*Amphicynodon* 242  
*Amphicyon* 160, 164, 178, 179, 181, 185, 240, 245  
*Amphidion* 153  
*Amphilagus* 181, 185, 259, 261  
*Amphilemur* 177, 205  
*Amphilestes* 173  
*Amphimeryx* 181  
„*Amphinasua*“ = *Cyonasua*  
„*Amphisorex*“ = *Domnina*  
*Amphithecus* 136  
*Amphitherium* 174  
*Amphitragulus* 181, 273  
*Amynodon* 162, 178, 179, 292  
*Anagale* 178  
*Anagalida*, Verbreitung 315  
*Anancus* 146, 187, 193, 303, 305  
*Anaptomorphus* 159, 213  
*Anasinopa* 143  
*Anathana* 109, 210  
*Anchitheriomys* 184, 225  
*Anchitherium* 166, 186, 295, 296  
„*Ancodonta*“ 267  
*Ancylopoda* 289  
*Ancylotherium* 145, 146, 147, 187, 289  
*Andinomys* 87  
*Andrewsarchus* 175, 178  
*Andrewsziphius* 178  
„*Androconus*“ = *Cryptopithecus*  
*Anglocetus* 178, 284  
*Angustidens* 206  
*Anisolambda* 122  
*Anoa* 111, 277, 278  
*Anomalomys* 233  
*Anomaluromorphia* 225  
*Anomalurus* 102, 107, 222  
*Anomotherium* 309  
*Anoplotherium* 177  
*Anourosorex* 207  
Antarktis-Route der Beuteltiere 54, 64, 65, 69, 116, 197  
*Antechinomys* 17, 18, 80, 81, 120, 200  
*Antechinus* 81  
*Antemus* 184, 231  
*Anthracohyus* 178  
*Anthracomys* 185  
*Anthracothema* 178, 180  
*Anthracotherium* 181, 267  
*Antidorcas* 108, 149, 281  
*Antifer* 130, 273  
*Antilogale* 132  
*Antilocapra* 15, 92, 93, 171, 262, 275  
*Antilope* 276, 281  
*Antilospira* 281  
*Antrozous* 95  
*Aonyx* 104, 108, 113, 148  
*Aotes* 86, 127, 211, 214  
*Apataelurus* 160  
*Apatemys* 155, 159  
*Apenophyseter* 286  
*Aphelops* 166, 292  
*Apidium* 137, 213  
*Aplodontia* 93, 94, 95, 170, 221, 222, 223  
*Apodemus* 41, 99, 185, 190, 194, 228, 231  
*Apterodon* 138  
„*Araeocyon*“ = *Simocyon*  
*Archaeoceti* 284, 285, 287  
*Archaeodelphis* 286  
*Archaeohippus* 296  
*Archaeoindris* 150  
*Archaeolagus* 166, 258, 259  
*Archaeolemur* 150, 151, 152, 213  
*Archaeomeryx* 175, 178, 270  
*Archaeomys* 180, 226  
*Archaeonycteris* 177  
*Archaeopteropus* 178, 179, 180, 218  
*Archaeorycteropterus* 311  
„*Archaeosiren*“ = *Eotheroides*  
*Archaeotherium* 161  
*Archidiskodon* 28, 41, 172, 187, 193, 303, 304, 306, 308  
*Archonta* 45  
*Arctictis* 111, 252  
*Arctocebus* 102, 103, 105, 213  
*Arctocephalus* 82, 90, 96, 109, 253, 254, 255  
*Arctocyon* 176  
*Arctodus* 128, 130, 131, 169, 170, 242, 243  
*Arctogaea* 70, 72, 73, 77  
*Arctogalidia* 111  
*Arctoidea* 239ff.  
*Arctomeles* 185, 241  
*Arctonyx* 111, 191  
*Arctostylops* 49, 169  
„*Arctotherium*“ = *Arctodus*

*Ardynia* 178, 181, 292  
*Ardynomys* 180  
*Areal* 35  
*Argyrohyus* 122  
*Argyrolagus* 17, 18, 126, 127, 198, 199  
*Arminiheringia* 122, 123  
*Arretotherium* 166  
*Arsinoitherium* 135, 137, 182  
*Artibeus* 87  
*Artiodactyla*, Verbreitung 317  
*Arvicanthis* 148  
*Arvicola* 99, 190, 231  
*Asellia* 219  
*Asinus* 148, 171, 193, 296, 297  
*Asioryctes* 174  
*Asmithwoodwardia* 122  
*Asmodeus* 125  
*Asteromys* 124  
*Asthenoscapter* 208  
*Astraponotus* 124  
*Astrapotheria*, Verbreitung 319  
*Astrapotherium* 125, 126  
*Astroconodon* 153  
*Atelerix* 105, 148  
*Ateles* 86, 129, 132, 211, 214  
*Atelocynus* 88, 247  
*Atherurus* 109, 113, 191, 234  
*Atlantik*, Geschichte des 62ff.  
*Atlantoxerus* 139, 142, 224  
*Atopogale* 207  
*Aulophyseter* 167, 286  
*Ausbreitung*, Art der 35  
*Ausbreitungshypothese* 41  
*Australien*, Drift von 65  
*Australien*, vorzeitliche Säugetierfaunen 113ff.  
*Australis*(che Region) 71, 72, 73, 77ff.  
*Australopithecus* 215  
*Austrolagomys* 143, 259, 261  
*autochthone Elemente* 32  
*Avahi* 105, 213  
*Axis* 111, 192, 271, 272  
*Azibius* 134, 212

**B**

*Babyrousa* 79, 111, 264, 265  
*Baeodon* 87  
*Bären*, Verbreitung 244  
*Baiomys* 227  
*Balaena* 187, 286  
*Balaenoptera* 168, 187, 286, 287  
*Balaenula* 168  
*Baluchitherium* 292  
*Bandicota* 111  
*Baranogale* 185, 191, 241  
 $\text{``Baranomys''} = \text{Microtodon}$

*Barbastella* 190  
*Barbourofelis* 165, 248, 249  
*Barbouromeryx* 273  
*Barunlestes* 174  
*Barylambda* 155, 156, 157  
*Barytheria* 49  
*Barytherium* 134, 136, 308  
*Basalina* 175, 178  
*Basilosaurus* 134, 162, 285, 287  
*Bassaricyon* 88  
*Bassariscus* 88, 93, 164, 165, 170, 242  
*Bassbrücke* 79  
*Bathyergoides* 142, 234  
*Bathyergus* 102, 107, 222, 234  
*Batodon* 154  
*Bdeogale* 103, 107  
*Beamys* 229  
*Beckia* 165  
*Beliacajevina* 187, 295  
*Bellatonna* 185, 259, 261  
 $\text{``Beluga''} = \text{Delphinapterus}$   
*Bemalambda* 175, 176  
*Bematherium* 118, 203  
 $\text{``Benratherium''} = \text{Indricotherium}$   
*Benicerus* 281  
*Beremendia* 184, 189, 207  
*Bergertherium* 293  
*Beringbrücke* 26, 38, 52, 53, 56, 68, 97, 161, 164, 178, 221, 257, 267, 269, 288, 295, 307  
*Beringstraße* 37, 65, 66, 256  
*Berruvius* 176  
*Bettongia* 80, 81, 115, 118, 120, 198, 202  
*Bibos* 111, 192, 277, 278, 279, 280  
*Bienotherium* 133, 172  
*Biogeographie*, deskriptive 13  
    Biogeographie, historische 15, 17  
    Biogeographie, kausale 13  
*Biospecies* 14  
*Biostratigraphie* 22ff., 27, 28  
*Birbalomys* 178  
*Birgerbohlinia* 186, 273  
*Bison* 38, 39, 92, 93, 101, 169, 171, 188, 189, 193, 276, 277, 278, 279  
*Blackia* 184, 224  
*Blainvillimys* 226  
*Blarina* 95, 168  
*Blarinoides* 207  
*Blastocerus* 88, 272  
*Blastomeryx* 164, 166, 271, 273  
*Blickomylus* 268  
*Bolivar-Geosynklinale* 67  
*Bolivar-Senke* 66  
*Boocerus* 280  
*Boopsis* 283  
*Bootherium* 16, 169, 171, 283  
*Borealestes* 173

„*Boreostracon*“ = *Chlamydothereium*  
*Borhyaena* 125, 199  
*Borhyaenoidea* 199  
*Borophagus* 165, 245, 246  
*Bos* 99, 101, 111, 113, 148, 171, 188, 189, 192,  
     194, 262, 276, 277, 279, 280  
*Boselaphus* 111, 193, 275, 276  
*Bothriodon* 161, 178, 179, 181, 262, 267  
*Bothriogenys* 138  
*Bovini*, Verbreitung 279  
*Brachydiastematherium* 177, 295  
*Brachyerix* 206  
*Brachylagus* 93, 259  
*Brachynasua* 130  
*Brachyodus* 267  
 „*Brachyodus*“ 135  
*Brachyostracon* 237  
*Brachyphylla* 87  
*Brachytherium* 145, 187, 292, 293  
*Brachyprotoma* 170  
*Brachyrhizomys* 233  
*Brachytarsomys* 107, 229  
*Brachteles* 86, 214  
*Brachyuromys* 107, 229  
*Bradypus* 83, 236, 237  
 „*Bradytherium*“ 150, 235  
*Bramatherium* 186  
*Brancatherulum* 134  
*Branisamys* 124, 234  
*Branisella* 124, 214  
*Bransatoglis* 225  
*Bravardia* 133  
*Breameryx* 169  
*Bretzia* 272  
*Broiliiana* 185, 241  
*Brontops* 162, 295  
*Brontothereium* 162, 290, 295  
 „*Bubalis*“ = *Alcelaphus*  
*Bubalus* 111, 188, 189, 192, 276, 277, 278, 279  
*Budorcas* 99, 101, 193, 276, 282, 283  
 „*Bularchus*“ = *Pelorovis*  
*Bulganbaatar* 173  
*Bunohyrax* 137, 145, 301  
*Bunolagus* 103, 108  
*Bunolistriodon* 143, 185, 264, 265  
*Bunophorus* 263  
*Burmeisteria* 83  
*Burramys* 118, 120  
*Butselia* 180

**C**  
*Cabassous* 83, 132  
*Cacajao* 86, 214  
*Cadurcodon* 292  
*Caementodon* 187, 293, 295  
*Caenolestes* 83, 85, 198, 200

*Caenocestoidea* 200  
*Caenopithecus* 177, 212  
*Caenopus* 162, 292, 293  
*Caenotherium* 178, 179, 181, 262  
*Calippus* 296  
*Callicebus* 127, 214  
*Callimico* 86, 211, 214  
*Callithrix* 86, 214  
*Callorhinus* 96, 99, 254, 255  
*Callosciurus* 111  
*Calomys* 87  
*Calomyscus* 228, 229  
*Caluromys* 83, 199  
*Cambayella* 280  
*Camelidae*, Verbreitung 269  
*Camelops* 169, 267, 268, 269  
*Camelus* 99, 101, 148, 188, 192, 262, 267, 268,  
     269, 270  
*Canariomys* 41, 231  
*Caninae*, Verbreitung 247  
*Canis* 47, 80, 92, 93, 101, 120, 148, 169, 170,  
     185, 188, 191, 240, 245, 246, 247, 248  
*Cannomys* 111, 231  
*Canthumeryx* 144, 274, 348  
*Cantius* 177, 212  
*Capensis* 70  
*Caperea* 216  
*Capra* 99, 101, 148, 188, 189, 192, 194, 276, 282,  
     283, 284  
*Capreolus* 99, 101, 192, 270, 271, 272  
*Capricornis* 51, 99, 111, 193, 281, 282  
*Caprolagus* 111, 259, 261  
*Capromeryx* 171, 275  
*Capromys* 86, 132, 232  
*Caracal* 108  
*Cardiatherium* 233  
*Cardiocranius* 227  
*Caribosiren* 125  
*Carnivora* 48, 239 ff.  
*Carnivora*, Verbreitung 317  
*Carodnia* 122  
*Carollia* 87  
*Caroloameghinia* 199  
*Carolozittelia* 124  
*Carpodaptes* 155, 212  
*Carpolestes* 155, 212  
*Carsiptychus* 155  
*Castor* 19, 94, 95, 99, 170, 222, 225, 348  
*Castorimorpha* 225  
*Castororides* 169, 170, 225  
*Catagonus* 88, 263  
*Catarrhini* 214 ff.  
*Cathaysia-Flora* 60, 61  
*Catolyns* 251  
*Catopsisalis* 173  
*Cavia* 86, 232, 233

*Caviomorpha* 232, 233  
*Cebochoerus* 177  
*Cebupithecia* 126, 127, 214  
*Cebus* 84, 86, 211, 214  
*Celebochoerus* 192, 264, 265  
*Centurio* 87  
*Cephalogale* 181, 242, 243, 245, 254  
*Cephalomys* 234  
*Cephalophus* 102, 108, 149, 276  
*Ceratomorpha* 289ff.  
*Ceratotherium* 108, 145, 147, 148, 149, 290, 293, 294, 295  
*Cercaertus* 81, 201  
*Cercocebus* 103, 107, 148, 217  
*Cercopithecoides* 148, 216  
*Cercopithecius* 103, 104, 105, 148 215, 217  
*Cerdocyen* 88, 246, 247, 248  
*Cervalces* 169, 171, 272  
*Cervavitus* 272  
*Cervocerus* 186, 272  
 $\text{„Cervulus“} = \text{Muntjacus}$   
*Cervus* 70, 92, 93, 101, 111, 113, 148, 171, 186, 188, 192, 262, 271, 272  
*Cetacea* 284ff.  
*Cetacea*, Verbreitung 318  
*Cetoheriopsis* 182, 285  
*Cetoherium* 187, 285  
*Chaeropus* 81, 114, 120, 201  
*Chaetomys* 87  
*Chaetophractus* 132, 236  
*Chalicotherium* 140, 145, 182, 183, 187, 289  
*Chalinolobus* 79  
*Chapalmalania* 128  
*Chapalmatherium* 233  
*Charronia* 191  
*Chasicostylus* 125, 199  
*Chasmaporhetes* 15, 165, 170, 254  
*Chaus* 191  
*Cheirogaleus* 105, 212  
*Chilonycteris* 87  
*Chilotheridium* 292  
*Chilotherium* 187, 292, 293  
*Chimarrrogale* 113  
*Chinchilla* 85, 86, 232, 234  
*Chinchillula* 87  
*Chiropoera* 87  
*Chiromyoides* 176, 212  
*Chironectes* 83, 198, 199  
*Chiropotes* 86, 214  
*Chiroptera* 217ff.  
*Chiroptera*, Verbreitung 315  
*Chlamydotherium* 132, 168, 169, 237  
*Chlamyphorus* 83, 236  
*Chlamytherium* 168, 235  
 $\text{„Chlamytherium“} = \text{Pampatherium}$   
*Chleuastochoerus* 185, 264, 265

*Chlorotalpa* 148  
*Choerolophodon* 187, 303, 305  
*Choeromorus* 177, 181  
*Choeronycteris* 87, 220  
*Choeropotamus* 181  
*Choeropsis* 104, 108, 149, 150, 256, 266  
*Choloepus* 83, 84, 236, 237  
*Choneziphius* 187, 286  
*Chorologie* 13, 14  
*Chronologie, „absolute“* 22  
*Chrotogale* 251  
*Chrysochlorida* 203, 204  
*Chrysochloris* 102, 105, 204, 205  
*Chrysocyon* 84, 88, 246, 247, 248  
*Chrysospalax* 105  
*Chrysotricha* 148  
*Chubutomys* 124  
*Chulsanbaatar* 173  
*Chungchienia* 235  
*Cimexomys* 154, 173  
*Cimolestes* 154  
*Cimolodon* 154  
*Cimolomys* 154  
*Cingulata* 235, 236  
*Citellus* 95, 164, 170, 190, 222, 224  
*Civettictis* 252  
*Cladosictis* 125, 126, 199  
*Claenodon* 155  
 $\text{„Clemensia“} = \text{Holoclemensia}$   
*Clethrionomys* 95, 170  
*Climacoceras* 144, 273  
*Cochlops* 127  
*Coelodonta* 148, 188, 189, 193, 290, 292, 293, 294  
*Coendou* 85, 87, 232, 233  
*Colbertia* 122  
*Coleura* 103, 105  
*Colobus* 103, 107, 148, 215, 216  
*Colodon* 160, 178, 181, 289, 291  
*Colombitherium* 122  
*Colpodon* 125  
*Columbomys* 226  
*Condylarthra* 46, 48  
*Condylarthra*, Verbreitung 318  
*Condylura* 94, 95, 168, 207, 208  
*Conepatus* 88, 93, 128, 130, 170, 241  
*Conilurus* 35, 82, 120  
*Connochaetus* 104, 108, 276, 280  
*Conohyus* 185, 264, 265  
*Conoryctes* 155  
*Coöna* 122  
*Copemys* 165, 227, 229  
*Cophocetus* 168, 287  
 $\text{„Cordillerion“} = \text{Cuvieronius}$   
*Cordylodon* 184, 206  
*Cornwallius* 162  
*Corynorhinus* 95

*Coryphodon* 91, 155, 157, 158, 160, 175  
*Coryphomys* 41, 190, 231  
*Cotimus* 229  
*Oramauchenia* 125  
*Cranioceras* 166, 273  
*Crateromys* 41, 111  
*Cratogeomys* 170  
*Creodontata* 46  
„*Creodontata*“ = *Hyaenodonta*  
*Cricetinus* 190  
*Cricetodon* 143, 180, 182, 183, 184, 229  
*Cricetomys* 102, 103, 107, 229  
*Cricetops* 178, 179, 180, 227  
*Cricetus* 184, 190, 229  
*Criotherium* 16, 186, 283  
*Crivadiatherium* 137, 181, 182  
*Crocidosorex* 180, 207  
*Crocidura* 141, 148, 189, 194, 204  
*Crocuta* 103, 104, 107, 148, 188, 191, 240, 252, 254  
*Crossomys* 82  
*Cryptomys* 107  
*Cryptopithecus* 180  
*Cryptoprocta* 15, 106, 107, 150, 151, 152, 240, 251, 252  
*Cryptopterus* 224  
*Cryptotis* 87, 88, 94, 95, 133, 168  
*Ctenacodon* 153  
*Ctenodactylus* 99, 222, 223  
*Ctenomys* 86, 232  
*Cubanocnus* = *Neocnus*  
*Cuniculus* 86, 232, 234  
*Cuon* 21, 111, 113, 170, 191, 245, 246, 247  
*Cuvieroni* 129, 130, 131, 167, 303, 304, 305  
*Cyclopes* 83, 236, 238  
*Cyclopidius* 166  
„*Cynaelurus*“ = *Acinonyx*  
*Cynalopex* 248  
*Cynelos* 181, 245  
*Cynictis* 107, 148  
*Cynocephalus* 109, 113, 204, 209  
*Cynodesmus* 165, 245, 246  
*Cynodictis* 239  
*Cynoidea* 245ff.  
*Cynomys* 93, 170, 224  
*Cynopithecus* 111, 217  
*Cynopterus* 111  
*Cynorca* 263  
*Cyonasua* 36, 67, 126, 128, 242  
*Cystophora* 96, 253, 256, 257

**D**  
*Dactylomys* 86  
*Dactylonax* 201  
*Dactylopsila* 201

*Daeodon* 164, 166, 262, 263  
*Dakkamys* 184  
*Dama* 99, 101, 148, 192, 272  
*Damalavus* 280  
*Damaliscus* 108, 276, 280  
*Damalops* 280  
*Daphoenus* 245  
*Darlingtons Konzept* 16  
*Dasyercus* 120, 200  
*Dasyprocta* 86, 129, 232, 234  
*Dasypterus* 95  
*Dasypus* 39, 83, 84, 93, 94, 129, 132, 168, 235, 236  
*Dasyuroides* 200  
*Dasyurus* 79, 80, 118, 120, 198  
 Datierung, erdgeschichtliche 22ff.  
 Datierung, radiometrische 22  
 Datierung, relative 22  
*Daubentonnia* 17, 19, 105, 106, 150, 211, 212  
*Decennatherium* 186, 273  
 De Geer-Route 62, 91, 97  
*Deinogalerix* 42, 184  
*Deinsdorffia* 189  
*Delanymys* 107  
*Delphinapterus* 288  
*Delphinavus* 288  
*Delphinodon* 167  
*Delphinopsis* 187  
*Delphinus* 187, 287, 288  
*Deltatheridia* 46  
*Deltatheridium* 174, 197  
*Deltatheroides* 154, 174, 197  
*Democricetodon* 229  
*Dendrogale* 210  
*Dendrohyrax* 103, 301  
*Dendrolagus* 79, 80, 81, 115, 116, 202  
*Dendromus* 107, 228, 229  
*Dendropithecus* 139, 142, 216  
*Deomys* 107, 228  
*Deperetella* 178, 289  
*Dermoptera* 48, 204, 209  
 Dermoptera, Verbreitung 315  
*Desadomys* 124  
*Desmagale* 208  
*Desmana* 97, 99, 204, 208  
*Desmanella* 207  
*Desmatolagus* 166, 181, 258, 259  
*Desmatophoca* 167, 253, 254  
*Desmodus* 87, 220  
*Desmostyla* 49  
 Desmostylia, Verbreitung 320  
*Desmostylus* 167, 187  
*Deuterotherium* 125  
*Diacodexis* 266  
*Diacodon* 156, 157  
*Diadiaphorus* 126, 128

*Diaeetus* 87  
*Diamantomys* 142, 234  
*Diaphyodectes* 176  
*Diarthrognathus* 121, 134  
*Diatomys* 223  
*Diceratherium* 166, 181, 293  
*Dicerorhinus* 111, 145, 181, 182, 183, 187, 193, 290, 292, 293, 294  
*Diceros* 104, 108, 145, 148, 290, 292, 293, 294  
*Dichodon* 177, 181, 270  
*Diclidurus* 87  
*Dicoryphochoerus* 191, 192, 264  
*Dicotyles* 33, 88, 92, 93, 262, 263  
*Dicroceros* 182, 183, 186, 272  
*Dicrostonyx* 94, 95, 170, 190, 230  
*Didelphis* 33, 39, 83, 85, 91, 94, 129, 130, 163, 168, 197, 198, 199, 348  
*Didelphodon* 154, 197  
*Didelphoidea* 199  
*Didelphopsis* 121, 199  
*Didermoceros* = *Dicerorhinus*  
*Didolodus* 123  
*Didymictis* 157, 239  
*Didymoconus* 180  
*Dikkomys* 223  
*Dilambdodonta* 45, 203  
*Dimylechinus* 184  
*Dimyloides* 180  
*Dimylosorex* 189, 207  
*Dimylus* 180, 206  
*Dinailurictis* 181  
*Dinaromys* 230  
*Dingo* 80, 81  
*Dinictis* 160, 248, 249  
*Dinobastis* 171, 248, 249  
*Dinocerata* 48  
*Dinocerata*, Verbreitung 319  
*Dinocyon* 243  
*Dinofelis* 148, 185, 249  
*Dinomys* 87, 127, 132, 232, 234  
*Dinopithecus* 146, 147, 148, 217  
*Dinosorex* 184, 206  
*Dinotherioidea* 308  
*Dinotherium* 140, 145, 146, 147, 182, 183, 187, 303, 304, 308  
*Dionysopithecus* 216  
*Diphylla* 87  
*Diplobune* 181  
*Diplomesodon* 148, 207  
*Dipodomys* 17, 18, 94, 95, 170, 222, 223  
*Dipoides* 184, 225  
*Diprotodon* 118, 119, 198, 202, 203  
*Dipus* 17, 18, 190, 222, 227  
*Disjunktion* 32  
„Dispersal-Theorie“ 16  
*Dissacus* 155, 157, 176, 177  
*Dissacuseum* 176  
*Dissopsalis* 184  
„Djadochtatherium“ = *Catopsalis*  
*Dobsonia* 82, 219  
*Docodon* 153  
*Docodonta* 43, 44  
*Docodonta*, Verbreitung 313  
*Doedicurus* 131, 132, 236, 237  
*Dolichocebus* 124  
„*Dolichodoryceros*“ = *Praedama*  
*Dolichohippus* 108, 297, 300, 348  
*Dolichopithecus* 184, 214, 216  
„*Dolichopithecus*“ 190  
*Dolichotis* 85, 86, 232, 233  
*Doliochoerus* 181, 263  
*Dolomys* 185, 230  
*Domestikationsforschung* 17  
*Domina* 159, 206  
*Dominoides* 208  
*Dorcabune* 185  
*Dorcatherium* 140, 144, 182, 183, 185, 270  
*Dorcatragus* 108  
*Dorcopsis* 81, 115, 118, 202  
*Dorcopulus* 202  
*Dorodon* 134, 162, 285, 287  
*Dremomys* 111  
*Dremotherium* 273  
*Drepanosorex* 207  
*Drepanycterus* 87  
„*Dromicia*“ = *Cercaertus*  
*Dromiciops* 199  
*Dromocyon* 158  
*Dromomeryx* 166, 273  
*Dryolestes* 153  
*Dryomys* 142, 180, 184, 190, 225  
*Dryopithecus* 142, 182, 183, 184, 216  
*Duboisia* 193, 277  
*Dugong* 82, 109, 113, 309, 310  
*Dusicyon* 88, 130, 131, 246, 247, 248  
*Dusignathus* 167, 253, 254  
*Dyseohyus* 166, 263

E

*Echidna* 195  
*Echimys* 86  
*Echinoprocta* 87  
*Echinops* 105, 205  
*Echinosorex* 111, 113, 204, 206  
*Echymipera* 114, 118, 201  
*Ectoconus* 176  
*Edentata*, Verbreitung 316  
*Eggysodon* 181  
*Elidolon* 219  
*Einhüfer*, Verbreitung 299  
*Einwanderer* 35, 89, 90, 97, 101, 106, 129, 139, 140, 147

*Eira* 88  
*Ekgmowechashala* 163, 213  
*Ektopodon* 195  
*Elaphodus* 270, 271, 272  
*Elaphurus* 99, 192, 271  
*Elasmognathus* 88  
*Elasmotherium* 187, 193, 290, 293, 295  
*Elephantoidea* 302 ff.  
*Elephantulus* 17, 18, 102, 103, 148, 208  
*Elephas* 40, 108, 111, 149, 188, 193, 302, 303,  
  304, 306, 308  
*Eligmodontia* 87, 170, 227  
*Eliomys* 97, 142, 184, 190  
*Eliurus* 107, 229  
*Ellobius* 99, 228  
*Elomeryx* 181, 267  
*Elphidiotarsius* 155  
*Elpidophorus* 155, 209  
*Embolotherium* 178, 179, 181, 295  
*Embrithopoda*, Verbreitung 320  
*Enaliarctos* 167, 254  
*Endemisch* 32, 33  
*Endemiten* 106  
*Endotherium* 174  
*Enhydra* 93, 165, 241  
*Enhydrictis* 191  
*Enhydriodon* 165, 185, 241  
*Enhydrocyon* 143, 246  
*Entelodon* 178, 179, 181, 263  
*Entelops* 237  
*Entomolestes* 159  
*Entoptychus* 165, 223  
*Eobison* 277  
*Eobrasilia* 121, 123  
*Eocardia* 126, 233  
*Eocetus* 134, 285  
*Eochiromys* 177  
*Eodelphis* 197  
*Eofelis* 248  
 $\text{„Eohippus“} = \text{Hyracotherium}$   
*Eomanis* 177, 238  
*Eomellivora* 165, 185  
*Eomoropus* 289  
*Eomys* 180, 181  
*Eonycteris* 113  
*Eopachyrukos* 124  
*Eoproterotherium* 125  
*Eosqualodon* 162, 286  
 $\text{„Eosiren“} = \text{Eotheroides}$   
*Eosteironmys* 123, 124, 233  
*Eostyloceros* 272  
*Eotalpa* 177  
 $\text{„Eotherium“} = \text{Eotheroides}$   
*Eotheroides* 134, 309  
*Eotitanops* 158, 290  
*Eotragus* 144, 186, 275, 276  
*Eotylopus* 268  
*Eozapus* 226  
*Eozostrodon* 44, 173  
*Epidolops* 122  
*Epieuryceros* 130, 273  
*Epigaulus* 164, 165, 222, 223  
*Epihippus* 160, 295  
*Epileptobos* 277, 278  
 $\text{„Epimachairodus“} = \text{Homotherium}$   
*Epimeriones* 229  
*Epitheria* 45  
*Epoicotherium* 239  
*Epomophorus* 105  
*Epomops* 105  
*Equus* 28, 99, 101, 104, 108, 130, 146, 147, 169,  
  171, 186, 188, 189, 193, 194, 290, 296, 297,  
  298, 299, 300  
*Eremitalpa* 205  
*Eremotherium* 133, 168, 238  
*Erethizon* 21, 33, 86, 94, 95, 120, 170, 232, 233  
*Ergilia* 181  
*Erignathus* 96, 99, 253, 256, 257  
*Erinaceomorpha* 204, 205  
*Erinaceus* 99, 101, 105, 148, 184, 189, 204, 206  
*Ernestokokenia* 122  
*Ernotheria* 45  
*Erythrocebus* 103, 107, 215, 217  
*Erythrotherium* 134  
*Erythrozootes* 141, 205  
*Eschrichtius* 168, 172, 285, 287  
*Esthonyx* 155, 156, 157, 160, 175  
*Euarctos* 101, 170, 191, 242, 243, 244  
*Eubalaena* 286, 287  
*Eucastor* 225  
*Euceratherium* 171, 276, 282, 283  
*Euchoreutes* 227  
*Eucladoceros* 186, 191, 272  
*Eucosmodon* 155, 173  
*Eucrictodon* 227  
*Euctenoceros* 272  
*Eudarma* 95  
*Eudolops* 122, 200  
*Eudromicia* 81, 120, 201  
*Eumegamys* 127, 234  
*Eumeryx* 181, 270  
*Eumetopias* 96, 99, 172, 254, 255  
*Eumops* 95  
*Eumys* 159, 227  
*Euoticus* 213  
*Euowenia* 119, 203  
*Eupetaurus* 111  
*Euphractus* 83, 132  
*Eupleres* 106, 107, 152, 251  
*Euprox* 186, 272  
*Eurhinodelphis* 167, 187, 287, 288  
*Euryboas* 15, 191, 254

*Eurygnathohippus* 146, 297  
*Eurymylus* 175, 258  
*Euryzygoma* 119, 203  
*Eusmilus* 20, 125, 178, 179, 248, 249  
*Eutamias* 170  
*Eutheria* 43, 44  
*Eutypotherium* 128  
*Euxinomys* 185  
*Exodaenodus* 180, 206

**F**  
**Faunistik** 14, 15  
*Felis* 89, 93, 99, 113, 130, 165, 171, 185, 191, 240, 248, 249, 251  
*Felsinotherium* 167, 187, 309  
*Fennecus* 246, 247  
*Feresa* 288  
*Ferungulata* 44, 45  
*Filterbrücke* 35, 37  
*Fissipedia* 48  
*Florentiamys* 223  
*Flußpferde*, Verbreitung 266  
*Forstercooperia* 178  
*Fossa* 106, 107, 152  
*Franimys* 178  
*Funisciurus* 102  
*Furipterus* 87

**G**  
*Gaillardia* 163, 207  
*Gaindatherium* 187, 292, 348  
*Galago* 102, 105, 148, 211, 213  
*Galea* 86  
*Galemys* 97, 208  
 $\text{„Galeopithecus“} = \text{Cynocephalus}$   
*Galerix* 139, 141, 182, 183, 184, 206  
*Galictis* 88, 130  
*Galidia* 252  
*Galidictis* 107, 152, 252  
*Gallogoral* 191, 192, 281  
*Gallolestes* 154  
*Garzonia* 125  
*Gaudeamus* 138, 234  
*Gazella* 101, 104, 108, 140, 144, 147, 149, 182, 183, 186, 193, 276, 281  
*Gazellospira* 193, 281  
*Gelocus* 181, 270  
*Genetta* 101, 102, 252  
*Geniohyus* 137, 301  
*Geocapromys* 86, 132  
*Geochronometrie* 15, 26, 31  
*Geogale* 105, 141, 152, 205  
*Geomys* 94, 95, 165, 170, 222, 223  
*Georhychus* 107  
*Geotrypus* 180, 208  
*Gerbillus* 190, 222, 228

*Gesteinsmagnetismus* 29  
 $\text{„Getuloxerus“} = \text{Atlantoxerus}$   
*Gigantamynodon* 181  
 $\text{„Gigantocamelus“} = \text{Titanotylopus}$   
*Gigantohyrax* 147, 148, 301  
*Gigantopithecus* 184, 190, 215, 216  
*Giraffa* 31, 32, 104, 108, 148, 186, 262, 273, 274  
*Giraffokeryx* 186, 273, 274  
*Glasbius* 154, 197  
*Glaucodon* 118  
*Glaucomys* 94, 170  
*Glauconycterus* 103, 105  
*Gliravus* 177, 225  
*Glires* 44  
*Glironia* 199  
*Glirudinus* 225  
*Glirulus* 97, 184, 225  
*Glis* 97, 99, 184, 190, 222, 225  
*Globicephala* 288  
*Glossophaga* 87  
*Glossopteris-Flora* 60, 62  
*Glossotherium* 127, 237  
*Glyptatelus* 122, 237  
*Glyptodon* 131, 132, 168, 236, 237  
*Glyptotherium* 129, 168  
*Gnathotitan* 178  
*Gobiatherium* 178  
*Gobibaatar* 173  
*Gobiconodon* 173  
*Gobiolagus* 181, 258, 259  
*Gobion* 174  
*Gobisorex* 180  
*Gomphotherium* 140, 145, 146, 164, 167, 182, 183, 187, 193, 303, 305  
*Gondwana-Kontinent* 60ff.  
*Gorgon* 280  
*Gorilla* 103, 104, 105, 215, 216  
*Grammomys* 148  
*Grampus* 288  
*Grangerimys* 223  
*Graphiurus* 102, 107, 225  
*Gravigraden* 237  
*Gregoromys* 223  
 $\text{„Griguatherium“} = \text{Sivatherium}$   
*Grison* = *Galictis*  
*Grisonella* 130  
*Groeberia* 125, 200  
 $\text{„Grypotherium“} = \text{Mylodon}$   
*Guanajuatomys* 160  
*Guimarotodon* 173  
*Gulo* 93, 101, 188, 191  
*Gymnobelideus* 81, 120  
 $\text{„Gymnura“} = \text{Echinosorex}$  206  
*Gymnurechinus* 139, 141, 206  
*Gypsonictops* 154, 174, 205  
*Gypsortorhynchus* 148

H  
*Hadrictis* 185  
*Hadronomas* 202  
*Hadropithecus* 150, 152, 213  
 „*Halianassa*“ = *Metaxytherium*  
*Halichoerus* 96, 99, 257, 258  
 „*Halicore*“ = *Dugong*  
*Halitherium* 182, 309, 310  
*Halmarhiphus* 125  
*Hapalemur* 105, 212  
*Hapaloides* 124, 237  
*Hapalops* 126, 127, 236, 237  
 „*Hapalops*“ 124  
*Haplوبونodon* 177  
*Haplolygon* 181, 245  
*Haplolygonides* 245  
*Haplohippus* 296  
*Haplomastodon* 130, 167  
*Haplomys* 221  
*Haplorthini* 210, 211  
*Haqueina* 178  
*Haramiyia* 173  
*Haramiyiden* 43, 44  
*Harpionycteris* 111  
*Hecubides* 140, 143, 245  
*Hegetotherium* 128  
*Helaletes* 160, 175, 178, 289, 291  
*Helarctos* 111, 243, 244, 245  
*Helicotragus* 281  
*Heliophobius* 107  
*Heliosciurus* 107  
*Heliscomys* 159, 223  
*Helladotherium* 182, 183, 273, 274  
*Helogale* 109, 113  
*Hemiacodon* 213  
*Hemiauchenia* 130, 171, 268, 270  
*Hemibos* 192, 277, 278  
*Hemicentetes* 105, 205  
*Hemicyon* 185, 243, 245  
*Hemiechinus* 99, 105, 189, 206  
 „*Hemigalidia*“ = *Salanoia*  
*Hemigalus* 111, 252  
*Hemimeryx* 185  
*Hemionus* 297  
 „*Hemionus*“ 171, 193  
*Hemisyntrachelus* 187, 288  
*Hemitragus* 188, 189, 192, 276, 282, 283  
*Henricosbornia* 122  
*Heptodon* 158, 160, 289, 291  
*Herpailurus* 88, 251  
*Herpestes* 148, 185, 191, 240, 252  
*Herpestides* 178, 179, 181, 252, 254  
*Herpestoidea* 251  
*Herpetotherium* 163  
*Hesperhys* 166, 263  
*Hesperocetus* 168, 288  
*Hesperocyon* 160, 161, 165, 245, 246  
*Hesperoinia* 286  
*Hesperolagomys* 166  
*Hesperomys* 87  
*Hesperoscalops* 208  
*Hespilosiren* 167  
 „*Hespilosiren*“ = *Metaxytherium*  
*Heterocephalus* 107, 148, 234  
*Heterocetus* 187  
*Heterocricetodon* 227  
*Heterodelphis* 187  
*Heterohyrax* 103, 148, 301  
*Heterohyus* 177  
*Heteromyoxus* 225  
*Heteromys* 87, 133, 223  
*Heteroprox* 186, 272  
*Heterosminthus* 184  
*Heterosorex* 180, 184, 206, 207  
*Heteroxerus* 184  
*Hexaprotodon* 185, 192, 265, 266  
*Hexobelomeryx* 275  
*Hipparrison* 26, 27, 140, 144, 166, 182, 183, 186, 296, 297  
*Hippidion* 129, 130, 131, 296, 297, 298, 299  
*Hippocamelus* 88, 130, 272  
*Hippohyus* 192, 264  
*Hippomorpha* 295 ff.  
*Hippopotamidae*, Verbreitung 266  
*Hippopotamus* 40, 41, 104, 108, 143, 147, 150, 151, 185, 188, 192, 262, 265, 266, 267  
*Hipposideros* 82  
*Hippotigris* 104, 108, 147, 296, 297, 300, 348  
 „*Hippotragoides*“ = *Hippotragus*  
*Hippotragus* 108, 149, 276, 280  
*Hispanotherium* 187, 295  
*Histiotus* 87  
*Histriophoca* 96, 99, 253, 256  
*Hoanghonius* 178, 212  
*Holarktis* 70, 72, 73, 76, 96  
*Holmesina* 132, 235  
*Holoclemensis* 44, 153, 196  
*Homacodon* 158  
*Homalodotherium* 126, 128  
*Homalostylops* 122  
*Homo* 215  
*Homagalax* 160, 173, 289, 291, 293  
*Homoioceras* 146, 147, 148, 149, 277, 278  
*Homotherium* 148, 171, 185, 188, 248, 249  
*Homunculus* 124, 127, 214  
*Honanotherium* 186, 273, 274  
*Hondadelphis* 125, 127  
*Hoplocetus* 187, 286  
*Hoplophoneus* 19, 20, 160, 161, 248, 249  
*Hoplophorus* 132  
*Hukoutherium* 176  
*Huxley-Linie* 73, 77

*Hyaena* 101, 107, 111, 113, 143, 147, 148, 185,  
191, 252, 254  
*Hyaenaelurus* 143, 184  
 „*Hyaenarctos*“ = *Agriotherium*  
*Hyaenictis* 185  
*Hyaenodon* 47, 135, 138, 160, 161, 178, 179, 180  
*Hyaenodonops* 125  
*Hyaenodonta* 46, 47, 239  
*Hyaenodonta*, Verbreitung 317  
 „*Hyaenognathus*“ = *Borophagus*  
*Hydaspitherium* 274  
*Hydrochoeropsis* 233  
*Hydrochoerus* 84, 86, 130, 170, 232, 233  
*Hydrodamalis* 167, 168, 172, 194, 309, 310  
*Hydromys* 34, 79, 80, 82, 228, 231  
*Hydropotes* 97, 270, 271, 272  
*Hydroscapheus* 207  
 „*Hydroscapheus*“ 163  
*Hydrotragus* 108  
*Hydruntinus* 193, 297  
*Hydrurga* 90, 253, 256, 257  
*Hyemoschus* 21, 102, 103, 108, 144, 149, 270  
*Hylobates* 111, 190, 215, 216  
*Hylochoerus* 103, 108, 149, 264, 265  
*Hylomys* 111, 206  
*Hylopites* 111, 224  
*Hyoboops* 143  
*Hyomys* 82  
*Hyopsodus* 160  
*Hyosciurus* 111  
*Hyosus* 264  
*Hyotherium* 140, 182, 183, 185, 264, 265  
*Hyotitan* 181  
*Hyperodon* 286  
*Hypertragulus* 166  
*Hypogeomys* 229  
*Hypohippus* 166, 295, 296, 298  
*Hypolagus* 164, 166, 171, 182, 183, 185, 191, 258,  
259  
*Hypsamynodon* 181  
*Hypsognathus* 105  
*Hypsiprymnodon* 81, 115, 198, 202  
*Hypsodontus* 281  
*Hypsohipparion* 146  
*Hypsosteironmys* 124, 233  
*Hydrachyus* 178, 289, 290  
*Hyracodon* 161, 162, 290, 292  
*Hyracoidea* 301  
*Hyracoidea*, Verbreitung 320  
*Hyracolestes* 178  
*Hyracotherium* 91, 158, 160, 175, 177, 289, 295,  
296, 298, 348  
*Hystricognatha* 21  
*Hystricomorpha* 233 ff.  
*Hystrix* 21, 99, 102, 109, 113, 143, 148, 184, 190,  
222, 234

I

*Ibex* 192, 284  
*Icaronycteris* 159, 177, 218, 219  
*Ichneumia* 148, 252  
*Ichnodon* 201  
*Ichthyolestes* 178  
*Ichthyomys* 87, 227  
*Ictailurus* 111  
*Ictidopappus* 157, 239  
*Ictitherium* 185, 240, 254  
*Ictonyx* 102, 108  
*Ictopidium* 180  
*Ictops* 161  
*Ideodelphis* 122, 199  
*Idiocetus* 187  
*Idiophyseter* 167, 286  
*Idiurus* 107  
*Ilingoceras* 275  
*Imagotaria* 167, 253, 254  
 Immigranten (= Einwanderer) 35, 130, 131,  
163, 171  
 Immigration 124  
*Incacetus* 286  
*Incamys* 124, 234  
*Indarctos* 182, 183, 185, 243  
 Indik, Geschichte des 63 ff.  
*Indocetus* 178  
 „*Indosiren*“ 187, 309  
*Indraloris* 213  
*Indri* 105, 106, 211, 213  
*Indricotherium* 178, 179, 181, 290, 292  
*Ingentisorex* 163  
*Inia* 89, 287  
 Inlandeisschilde 50 ff.  
 Insectivora 203 ff.  
 Insectivora, Verbreitung 314  
 Inselformen 40 ff.  
 „Inselhüpfer“ 36, 67, 77, 124, 128  
*Interatherium* 126, 128  
 Interpluvialzeiten 146  
*Ischyrichtis* 185, 241  
*Ischyrosmilus* 165  
*Ischyrotomus* 221  
*Isectolophus* 291  
 „island hoppers“ = Inselhüpfer 36, 37, 121, 242  
*Isoodon* 114, 120  
*Isoptychus* 177  
*Isotemnus* 122  
*Issiodoromys* 180, 226

J

*Jaculus* 97, 102, 227  
 „*Jansofelis*“ = *Panthera*  
*Jourdanictis* 185, 252

## K

*Kamelartige*, Verbreitung 269  
*Kampholophus* 286  
*Kamptobaatar* 173  
*Kanisamys* 233  
*Karakoromys* 142, 180, 224  
*Karsimatherium* 186  
*Karyologie* 17  
*Kekendonon* 118, 285  
*Kennalestes* 174, 205  
*Kentriodon* 168, 288  
*Kenyalagomys* 19, 139, 143, 259, 260, 261  
*Kenyameryx* 144  
*Kenyapithecus* 142  
*Kenyatherium* 295  
*Keramidomys* 184  
*Kermackia* 153  
*Kerodon* 86  
*Khirtaria* 178  
*Kibernikhoria* 122  
*Kichechia* 140, 143, 252  
*Kimbetobia* 154  
*Kislangia* 190  
*Kobus* 108, 276, 280  
*Kochictis* 180  
*Kogia* 286, 287  
*Kogiopsis* 167, 286  
*Kolopsis* 118, 203  
*Kolopsoides* 118, 203  
*Kolpochoerus* 148, 149, 265  
*Komba* 141, 213  
 Kontinentalverschiebungen 56 ff.  
 Konvergenzerscheinungen 17 ff.  
 Korridor 35  
*Kritimys* 190, 231  
*Kronotherium* 187  
*Kryptobaatar* 173  
*Kuehneotherium* 43, 44, 173  
*Kunsia* 227  
*Kvabebihyrax* 301  
 $\text{„Kyzylkakhippus“} = \text{Schizotherium}$

## L

*Lagenodelphis* 288  
*Lagenorhynchus* 288  
*Lagidium* 86, 234  
*Lagomeryx* 273  
 Lagomorpha 258 ff.  
 Lagomorpha, Verbreitung 317  
*Lagopsis* 185, 259, 261  
*Lagorcheses* 115, 120  
*Lagostomus* 86, 232, 234  
*Lagothrix* 86, 214  
*Lagurodon* 230  
*Lagurus* 95, 190  
*Lama* 33, 84, 88, 130, 262, 267, 268, 269, 270

*Lambdotherium* 295

*Lamegoia* 122  
*Lamnidhania* 178  
*Lamprolithax* 288  
 Landbrücke 69  
 Landbrücke, afro-arabische 68  
 Landbrücke, afro-iberische 68  
 Landbrücke, siculo-tunesische 68  
 Landbrücken 41, 50 ff.  
*Lanthanotherium* 163, 184, 206  
*Lantianius* 180  
*Laphictis* 241  
*Lasionycteris* 95  
*Lasiorhinus* 81, 120, 202  
*Laurasia* 61, 66  
*Leecyaena* 148  
*Leggada* 82, 148  
*Leithia* 41, 190, 225  
*Lemmus* 95, 170, 190, 228, 230  
*Lemur* 105, 106, 211, 212  
 Lemuria 22  
 Lemuriformes 212  
*Lenomys* 111  
*Leontideus* 84, 86, 211, 214  
*Leopardus* 88, 93, 130, 251  
 $\text{„Leopardus“}$  251  
*Lepilemur* 105, 212, 213  
*Leporillus* 34, 82  
*Leptacodon* 155, 159, 205  
*Leptailurus* 104, 108  
*Leptictidium* 177  
*Leptobos* 28, 191, 192, 277, 278  
*Leptocyon* 165, 245, 246  
*Leptodontomys* 165, 184, 190  
*Leptomanis* 180, 238  
*Leptomys* 82, 231  
*Leptonychotes* 90, 253, 257  
*Leptophoca* 167  
*Leptorycterus* 144, 311, 312  
*Leptotragulus* 270  
*Lepus* 39, 87, 93, 99, 102, 113, 148, 171, 188, 191, 258, 259, 261  
*Lestoros* 83, 200  
 $\text{„Libralces“} = \text{Praealces}$   
*Libya* 134, 309  
*Libyapithecus* 216  
*Libytherium* 273, 274  
 $\text{„Libytherium“} = \text{Sivatherium}$   
*Limnocyon* 160  
*Limnoecus* 163, 206  
*Limnogale* 105, 106, 205  
*Limnonyx* 185  
*Limnopithecus* 216  
 $\text{„Limnopithecus“}$  216  
*Limnotragus* 280  
*Liodontia* 221

*Liomys* 87, 170  
*Liotomus* 176  
*Lipotes* 99, 286  
*Lipotyphla* 46, 48, 203  
*Listriodon* 143, 185, 265  
*Litholophus* 289  
*Litocranius* 108, 276, 281  
*Litodontomys* 234  
*Litokoala* 117, 201  
*Litolagus* 258, 259  
*Litolestes* 155, 157  
*Liunania* 176  
*Lobodon* 82, 90, 256, 257  
*Lofochaimus* 176  
*Lombokstraße* 73  
*Lonchophylla* 87  
*Longirostromeryx* 166  
*Lophialetes* 178, 291  
*Lophiodolodus* 125  
*Lophiodon* 177, 289, 291  
*Lophiomeryx* 177  
*Lophiomys* 107, 228, 229  
*Lophiotherium* 177, 296  
*Lophocetus* 288  
„*Loricotherium*“ 235  
*Loris* 111, 113, 211, 213  
*Lorisiformes* 213 ff.  
*Louisiana* 176  
*Loxodonta* 40, 103, 104, 108, 147, 148, 149, 302,  
  303, 304, 306  
*Loxolithax* 167  
*Lunatoceras* 280  
*Lushilagus* 159, 178, 258, 259  
*Lushius* 178  
*Lutra* 93, 101, 130, 143, 148, 170, 191, 241, 250  
*Lutreolina* 83, 127, 130, 199  
*Lycalopex* 88  
*Lycaon* 21, 147, 148, 245, 246, 247  
*Lycyaena* 148, 185, 254  
*Lydekker-Linie* 75, 76, 77  
*Lynchailurus* 88, 251  
*Lynx* 92, 93, 101, 165, 171, 191, 249, 251  
*Lyrocerus* 283

M  
„*Mabokopithecus*“ 141  
*Macaca* 79, 101, 113, 148, 188, 190, 215, 217  
*Machaeroides* 160  
*Machairodus* 20, 165, 182, 183, 185, 248, 249  
*Machlydotherium* 122  
*Macrauchenia* 131, 133  
*Macroderma* 82  
*Macroeuphractus* 127  
*Macrogeomys* 87  
*Macroglossus* 113, 219  
*Macrognathomys* 165, 227

*Macrophyllum* 87  
*Macropus* 79, 80, 81, 115, 119, 120, 198, 202  
*Macroscelidea* 48, 208, 209  
*Macroscelidea*, Verbreitung 315  
*Macroscelides* 103, 208  
*Macrotarsius* 213  
*Macrotarsomys* 106, 107, 228, 229  
*Macrotis* 79, 80, 81, 114, 120  
„*Macrotis*“ = *Thylacomys*  
*Macrotus* 95  
*Madagaskar* 64, 65, 103, 105, 106, 267  
*Madagaskar*, vorzeitliche Fauna 150 ff.  
*Madoqua* 108  
*Magnetismus*, remanenter 29, 59  
*Magnetostratigraphie* 27, 29 ff.  
*Makapania* 148, 283  
*Makassarstraße* 73  
*Malaquiferus* 268  
*Malthacolestes* 153  
„mammal-ages“ 23, 24, 25  
*Mammonteus* = *Mammuthus*  
*Mammut* 167, 169, 171, 172, 187, 193, 303, 304,  
  306  
*Mammuthus* 130, 169, 172, 188, 189, 193, 303,  
  304, 306  
*Manchurodon* 174  
*Mandrillus* 107, 216  
*Manis* 102, 108, 113, 238  
*Marcuinomys* 259, 261  
*Marmosa* 83, 125, 127, 131, 199  
*Marmosopsis* 121, 199  
*Marmota* 95, 99, 165, 170, 190, 221, 224  
*Marsupialia* 196 ff.  
*Marsupialia*, Verbreitung 314  
*Marsupionta* 195  
*Martes* 93, 99, 170, 185, 191, 240, 241  
*Martinogale* 165  
*Masritherium* 143  
*Massoutiera* 102, 223  
*Mastacomys* 34, 35, 82, 120, 231  
*Matthew's Konzept* 16  
*Maiicetus* 118, 285  
*Mazama* 88, 130, 270, 271, 272, 273  
*Meeresspiegelschwankungen*, eustatische 51 ff.  
*Megacricetodon* 184, 229  
*Megaderma* 109, 111, 219  
*Megadolodus* 128  
*Megagaea* 72, 73  
*Megaladapis* 150, 151, 211, 212, 213  
*Megalagus* 181, 258, 259  
*Megaleia* 81  
*Megalictis* 165  
*Megaloceros* 40, 148, 188, 192, 271, 272  
*Megalocnus* 129, 133  
*Megaloglossus* 103, 105, 219  
*Megalohyrax* 135, 137, 140, 145, 301

*Megalomys* 129, 227  
*Megalonychops* 132  
*Megalonyx* 168, 171, 236, 237  
*Megalotragus* 280  
*Megalovis* 191, 283  
*Megantereon* 147, 148, 185, 248, 249  
*Megapèdetes* 139, 142, 184, 226  
*Megaptera* 168, 187, 286, 287  
*Megapteropsis* 286  
*Megasmintthus* 159, 165, 226  
*Megatapirus* 193, 291  
*Megathericulus* 238  
*Megatherium* 131, 133, 236, 238  
*Megazostrodon* 44, 62, 134  
*Megistotherium* 140, 143  
*Melanodon* 153  
*Meles* 99, 191, 240  
*Mellalomys* 229  
*Mellivora* 104, 109, 111, 113, 148, 191  
*Melodon* 241  
*Melogale* 111  
*Melonycteris* 82  
*Melursus* 111, 243, 244, 245  
*Meniscoessus* 154  
*Meniscolephus* 118, 203  
*Meniscomys* 221  
*Meniscotherium* 155  
*Menodus* 161, 162, 295  
*Menotyphla* 46, 48, 203  
*Mentoclaenodon* 176  
*Mephitis* 92, 93, 170  
*Meriones* 99, 190  
*Meroehyrax* 145  
*Merycerus* 166  
*Merychippus* 166, 296, 297, 298  
*Merychyus* 166  
*Merycochoerus* 164, 166, 262  
*Merycodus* 164, 166, 262, 275  
*Merycoidodon* 161  
*Mercopotamus* 143, 185, 267  
*Mesembriomys* 34, 35, 82, 231  
*Mesembriportax* 277  
*Mesocetus* 187, 285  
*Mesochoerus* 148, 264  
*Mesocnus* 133  
*Mesocricetus* 229  
*Mesodma* 154, 156, 157  
*Mesogaea* 103  
*Mesogaulus* 165, 223  
*Mesohippus* 160, 161, 295, 296, 298  
*Mesomephitis* 241  
*Mesonyx* 158, 180  
*Mesopithecus* 182, 183, 184, 215, 216  
 $\text{``Mesopithecus''}$  (aus Afrika) = *Victoriapithecus*  
*Mesoplodon* 167, 187  
*Mesopotamogale* 205  
*Mesopropithecus* 150  
*Mesoreodon* 166  
*Mesoscalops* 207  
*Mesoteras* 168  
*Mesotherium* 133  
*Messelina* 177  
 $\text{Metacervulus}$  191, 272  
*Metacheiromys* 158, 239  
*Metachirops* 199  
*Metachirus* 83  
*Metacordylodon* 184, 206  
*Metailurus* 140, 143, 185, 249  
*Metamynodon* 162, 290, 292  
*Metaphiomys* 138, 233, 234  
*Metasayimys* 142, 224, 348  
*Metaschizotherium* 145, 146, 187, 289  
*Metasinopu* 138  
*Metatheria* 43, 44  
*Metathericulus* 127  
*Metatitan* 181  
*Metaxytherium* 129, 167, 187, 309  
*Metechinus* 206  
 $\text{``Metolbodotes''}$  = *Metoldobotes*  
*Metoldobotes* 135, 137, 208  
*Metoreodon* 166  
*Metrideriochoerus* 192, 264, 265  
*Metrideriochoerus* = *Kolpochoerus*  
*Miacis* 160, 175, 177, 178, 239  
*Miacoidæa* 239  
*Microbiotherium* 125, 199  
*Microbunodon* 181  
*Microcavia* 86  
*Microcebus* 105, 211, 212  
*Microcetus* 182, 286  
*Microchoerus* 177, 180, 213  
 $\text{``Microcleptes''}$  = *Haramiyia*  
*Microcnus* 237  
 $\text{``Microcnus''}$  = *Neocnus* 133  
*Microdipodops* 95, 223  
*Microdryomys* 225  
*Microgale* 105, 205  
*Microlagus* 93  
 $\text{``Microlestes''}$  = *Haramiyia*  
*Micromys* 231  
*Microparamys* 223  
*Microperoryctes* 114, 201  
*Microphocaena* 288  
*Micropotamogale* 105, 205  
*Microsciurus* 87, 224  
*Microsorex* 95  
*Microstonyx* 185, 264, 265  
*Microsyops* 212  
*Microtia* 185  
*Microcricetus* 184  
*Microtodon* 230  
*Microtoscoptes* 190, 230

*Microtragulus* 127, 199  
*Microtus* 95, 170, 190, 222, 228, 231  
*Microzeuglodon* 286  
*Migration* 35  
*Mimolagus* 258  
*Mimomys* 65, 185, 190, 230, 231  
*Miniopterus* 82  
*Mioclænus* 155  
*Miocochilius* 128  
*Mioechinus* 184  
*Mioeuoticus* 141, 213  
*Miohippus* 160, 295  
*Miohyaena* 185, 254  
*Miohystrix* 234  
<“*Miomastodon*“ 167  
*Miomegaderma* 182, 183, 219  
*Miomephitis* 185, 241  
*Miomustela* 165  
*Mionictis* 241  
*Miopetaurista* 182, 183, 184  
*Miophoca* 185, 257  
*Miopithecus* 107, 217  
*Miosorex* 184, 207  
*Miospalax* 233  
*Miospermophilus* 224  
*Miotapirus* 164, 166, 291, 292  
*Miotragocerus* 186, 295  
*Mirounga* 82, 90, 96, 253, 256, 257  
Mittelmeer, Geschichte des 62, 63  
Mittelozeanische Rücken 57ff., 64  
*Mixocetus* 168  
*Mixodectes* 155, 285  
*Mixtotherium* 138  
<“*Moeripithecus*“ = *Propriopithecus*  
*Moeritherioidea* 302, 303  
*Moeritherium* 134, 135, 136, 302, 303, 304, 305  
*Mogera* 97, 208  
*Moiachoerus* 177  
*Molossops* 87  
*Monachus* 21, 90, 95, 253, 256, 257  
*Mongoloryctes* 178  
*Mongolotherium* 175, 178  
*Monodelphis* 83  
*Monodon* 287, 288  
*Monosaulax* 225  
*Monotherium* 167, 185, 253, 257  
*Monotremata* 43, 195ff.  
*Monotremata*, Verbreitung 313  
*Montaneia* 214  
*Mookomys* 165, 223  
*Morenelaphus* 130, 273  
*Morganucodon* 44, 62, 172, 173  
*Moropus* 164, 167, 187, 289, 290  
*Morphiphus* 125  
*Morphospecies* 14  
*Moschus* 97, 101, 192, 262, 270, 271, 272  
*Multituberculata* 43, 44  
*Multituberculata*, Verbreitung 313  
*Mungos* 148, 252  
*Mungotictis* 107, 152, 252  
*Munizia* 128  
*Muntjacus* 111, 262, 270, 271, 272  
*Murexia* 200  
*Mus* 148, 190, 231  
*Muscardinulus* 225  
*Muscardinus* 97, 184, 190, 225  
*Mustela* 93, 130, 165, 170, 185, 191, 241  
*Mustelarvus* 160, 242  
*Mutica* 44  
<“*Mycetes*“ = *Alouatta*  
*Mydaus* 15, 49, 111, 239, 241  
<“*Mydecodon*“ = *Mystipterus*  
*Myalea* 208  
*Mygalinia* 208  
*Mygatalpa* 180, 208  
*Mylagaulodon* 165  
*Mylagaulus* 165, 223  
*Mylodon* 131, 133, 236, 237  
*Mylohyus* 171, 263  
*Mylomygale* 148, 209  
*Myocastor* 85, 86, 127, 221, 232  
*Myocricetodon* 143, 229  
*Myohyrax* 141, 209  
*Myomimus* 97, 190, 225  
*Myomorpha* 226ff.  
*Myonycteris* 103, 105  
*Myopus* 230  
*Myorycteropus* 140, 144, 311  
*Myosciurus* 103  
*Myosorex* 141, 148, 207  
*Myospalax* 99, 190, 228, 229  
*Myotis* 95  
*Myotragus* 192, 281  
*Myrmecobius* 80, 81, 120, 198, 200  
*Myrmecoboides* 155  
*Myrmecophaga* 83, 84, 126, 133, 236, 238  
*Mystacinus* 79  
*Mystacoceti* = *Mysticeti*  
*Mysticeti* 285ff.  
*Mystipterus* 163, 207  
*Mystromys* 103, 148, 229  
*Mytonolagus* 159, 258, 259  
*Myzomygale* 180, 208  
*Myzopoda* 105

N  
*Naemorhedus* 51, 99, 113, 192, 193, 281, 282, 283  
*Nandinia* 109, 252  
*Nanger* 281  
*Nannippus* 166, 296, 297  
*Nannocricetus* 229  
*Nannolithax* 288

*Nannosciurus* 111  
*Nanotragulus* 166  
*Napaeozapus* 95, 170, 226  
*Nasalis* 111, 216, 217  
*Nasilio* 208  
*Nasua* 85, 88, 93, 130, 242  
*Natalus* 87  
*Navajovius* 157, 213  
 Nearktis(che Region) 71, 73, 74, 90 ff.  
*Necrodasypus* 235  
*Necrolemur* 177, 180, 213  
*Necrolestes* 125, 199, 201  
*Necromantis* 178, 179, 180, 238  
*Necromantis* 219  
*Nekrolagus* 166, 259, 261  
*Nematherium* 127  
*Nemegtbaatar* 173  
 „*Neobalaena*“ = *Caperea*  
*Neocavia* 233  
*Neochoerus* 129, 130, 131, 169, 170, 233  
*Neocnus* 237  
*Neocometes* 184, 229  
*Neocricetodon* 184  
*Neocynodesmus* 246  
*Neoendemiten* 35  
*Neofelis* 111, 191, 249, 251  
*Neofiber* 95, 170, 230  
*Neogaea* 72, 73  
*Neohapalops* 127, 237  
*Neohelos* 118  
*Neohipparrison* 166, 296, 297, 298  
*Neomys* 99, 184, 189  
*Neophoca* 82, 254, 255  
*Neophocaena* 288  
*Neoplaxialax* 176  
 „*Neopropithecus*“ 150, 213  
*Neosaimiri* 127, 214  
 „*Neoschizotherium*“ = *Pliohyrax*  
*Neosqualodon* 187  
*Neosteironmys* 233  
*Neotamandua* 238  
*Neotoma* 95, 227, 228  
*Neotomodon* 227  
*Neotragus* 108  
 Neotropis(che Region) 71, 72, 73, 76, 83 ff.  
*Nesiotites* 42, 207  
*Nesodon* 126, 128  
*Nesokia* 111, 113, 190  
*Nesolagus* 111, 113, 259  
*Nesomys* 107, 229  
*Nesonycteris* 82  
*Nesophontes* 45, 87, 132, 207  
*Nestoritherium* 187, 193, 289  
*Neurogymnurus* 177, 206  
*Neurotrichus* 95, 208  
*Ngapakaldia* 118, 203  
*Nicaragua-Straße* 67  
*Nimravus* 160, 164, 249  
*Noctilio* 87  
 Nordamerika, vorzeitliche Faunen 153 ff.  
*Notharctus* 158, 159, 211, 212  
 „*Nothodectes*“ = *Plesiadapis*  
*Nothrotheriops* 238  
*Nothrotherium* 132, 236, 238  
*Nothydrochoerus* 127  
*Notiomys* 227  
*Notiosorex* 87, 95, 168  
*Notocetus* 286  
*Notochoerus* 146, 147, 148, 149, 264, 265  
*Notocricetodon* 143, 229  
*Notogaea* 71, 72, 73, 77 ff.  
*Notohippus* 128  
*Notolagus* 258, 259  
*Notomys* 34, 35, 80, 82, 228, 231  
*Notopithecus* 122  
*Notopteris* 82  
*Notoryctes* 80, 81, 198, 200, 201  
*Notosmilus* 199, 200  
*Nototherium* 118, 119, 203  
*Nototragus* 108  
*Notoungulata* 49  
*Novibos* 277  
*Numidocapra* 281  
*Nyanzachoerus* 144, 148, 265  
*Nyctereutes* 99, 185, 191, 245, 246, 247  
*Nycteris* 108, 113  
 „*Nycterobius*“ = *Stehlinia*  
*Nycticebus* 111, 213  
*Nyctimene* 82, 113, 219  
*Nyctitherium* 205  
*Nyctophilus* 82

O

*Obdurodon* 117, 195  
*Obikmeer* 68, 97, 155, 175, 178, 197  
*Ocajila* 163, 206  
*Ochotona* 93, 96, 99, 166, 171, 185, 191, 258, 259, 260, 261  
*Ochotonidae*, Verbreitung 260  
*Ochotonoides* 259  
*Ochotonolagus* 259, 261  
*Ochrotomys* 227  
*Octodon* 86, 232  
*Octodontomys* 86  
*Octodontotherium* 124, 237  
*Octomys* 86  
*Odobenus* 95, 99, 172, 253, 254, 255, 256  
*Odocoileus* 33, 84, 88, 92, 93, 130, 131, 171, 262, 270, 271, 273  
*Odontoceti* 286 ff.  
*Oedipomidas* 86, 214  
*Ogmodontomys* 165, 185

*Oioceros* 144, 186, 281  
*Okapia* 56, 108, 148, 273, 274  
*Oligokyphus* 133, 172  
*Oligopithecus* 138, 216  
*Oligoscalops* 207  
„*Oligosorex*“ = *Crocidosorex*  
*Oltinomys* 226  
*Ommatophoca* 257  
„*Omochoerus*“ = *Mesochoerus*  
*Omomys* 157, 159, 213  
*Onchomys* 170  
*Oncifelis* 251  
*Ondatra* 94, 95, 170, 221, 230  
*Onohippidium* 130, 296, 297  
*Ontocetus* 286  
*Onychomys* 227  
*Opisthopsalis* 176  
*Opsiclaenodon* 177  
„*Opsiclaenodon*“ = *Cryptopithecus*  
„*Orangiotherium*“ = *Sivatherium*  
*Orcaella* 288  
*Orcinus* 287, 288  
*Oreailurus* 88, 251  
*Oreamnos* 51, 92, 93, 171, 281, 282  
*Oreinotherium* 289  
*Oreodonta* 267  
*Oreolagus* 163, 166, 259, 261  
*Oreopithecus* 184, 215  
*Oreotragus* 108, 276  
*Orientalis*(che Region) 71, 109 ff.  
*Ornithorhynchus* 79, 80, 117, 118, 195  
*Orohippus* 160, 295, 296  
„*Oreolestes*“ = *Lestoros*  
*Oromeryx* 267, 268  
*Orophodon* 124, 237  
*Orthaspidothereum* 176  
*Orthogeomys* 87  
„*Orthogonoceras*“ = *Praemegaceros*  
„*Orthostonyx*“ 149  
*Orycteropus* 104, 144, 148, 150, 182, 183, 187, 311, 312  
*Oryctolagus* 81, 191, 259, 261  
*Oryx* 108, 149, 280  
*Oryzomys* 91, 95, 130, 227  
*Oryzorictes* 105, 106, 204, 205  
*Osmotherium* 170  
*Osteoborus* 165, 245, 246  
*Otaria* 90, 253, 254, 255  
*Otarioidea* 254 ff.  
*Otarioidea*, Verbreitung 255  
*Otocyon* 15, 102, 103, 108, 148, 240, 245, 246, 247  
*Otomyia* 102, 107, 228, 229  
*Ourebia* 108  
*Ovibos* 16, 92, 93, 171, 188, 189, 190, 192, 276, 282, 283  
*Ovis* 38, 92, 93, 101, 169, 171, 192, 282, 283, 284  
*Oxacron* 177  
*Oxyaena* 47, 155, 156, 157, 160, 175, 177  
*Oxycalaenus* 155  
*Oxydactylus* 166, 267, 268  
*Oxymycterus* 87  
*Oxyvormela* 191  
*Ozeanis*(che Region) 73  
*Ozotoceras* 130

P  
*Pachyacanthus* 187, 286  
*Pachyaena* 177  
*Pachycynodon* 254  
*Pachygazella* 186  
*Pachyhyrax* 137  
„*Pachynasua*“ = *Cyonasua*  
*Pachynolophus* 177, 181, 296  
*Pachyrukhos* 126  
*Pachytitan* 181  
*Pachytragus* 144, 186, 280, 283  
„*Pachyura*“ = *Suncus*  
*Paciculus* 227  
*Paedotherium* 133  
*Paenungulata* 48  
*Pagonomus* 176  
*Pagophilus* 96, 99, 258  
*Paguma* 111, 252  
*Paläarktis*(che Subregion) 71, 73, 96 ff.  
*Palaechthon* 212  
*Palaeictops* 158, 159  
*Palaeoamasia* 137, 181  
*Palaeoanodon* 157, 239  
*Palaeoarctomys* 224  
*Paläobiogeographie* 14, 49  
*Palaeocastor* 159, 161, 180, 225  
*Palaeocavia* 127, 233  
*Palaeochiropteryx* 177  
*Palaeochoerus* 143, 181, 263, 264  
*Palaeoctodon* 127  
*Palaeodonta* 263  
*Paläoendemiten* 35, 102, 104, 121, 131  
„*Palaeerinaceus*“ = *Amphechinus*  
*Palaeogale* 160, 165, 179, 181, 241  
*Paläogeographie* 49 ff.  
*Palaeohoplophorus* 127, 236  
*Palaeohypsodontus* 181  
*Paläoklimatologie* 49  
*Palaeolagus* 158, 161, 181, 258, 259  
*Palaeolama* 33, 129, 130, 131, 171, 268, 269, 270  
*Palaeoloxodon* 40, 41, 193  
„*Palaeoloxodon*“ 308  
*Paläomagnetismus* 60  
*Palaeomastodon* 135, 136, 137, 302, 303, 304, 305  
*Palaeomeles* 185, 241  
*Palaeomeryx* 144, 273  
*Palaeomoropus* 162

*Palaeomys* 184  
*Palaeonictis* 177  
*Palaeopeltis* 122, 124  
*Palaeopetromus* 234  
*Palaeophocaena* 187, 288  
*Palaeophyllophora* 219  
*Palaeoprionodon* 177, 181, 248, 252  
*Palaeopropithecus* 150, 151, 213  
*Palaeoreas* 186, 280  
*Palaeoryctopus* 311  
*Palaeoryx* 182, 183, 186, 280  
„*Palaeoscaptor*“ = *Amphechinus*  
*Palaeosinopa* 155, 177  
*Palaeostylops* 49, 159, 176  
*Palaeothentes* 125, 200  
*Palaeothentoides* 209  
*Palaeotherium* 175, 177, 181, 290, 295  
*Palaeotomys* 148  
*Palaeotragus* 140, 144, 186, 273, 274  
*Palaotropis* 22, 39, 71, 72, 73, 96, 103  
*Palaeoziphius* 187  
*Palasiodon* 176  
*Paleoparadoxia* 167, 187  
„*Paleunycteris*“ 177  
*Palhyaena* 252, 254  
*Palimpsest-Theorie* 195  
*Palorchesites* 118, 119, 203  
*Paludotona* 185, 259  
„*Pampaeocervus*“ = *Morenelaphus*  
*Pampatherium* 132, 168, 236  
*Pan* 103, 105, 148, 215, 216  
*Panamabrücke* 53, 67, 76  
*Panama-Isthmus* 36, 37, 269, 270, 292  
*Panamastraße* 37, 66, 254, 257, 309  
*Pangaea* 60, 61, 62  
*Pannonictis* 165, 170, 185, 191, 241  
*Panochthus* 132  
*Panolax* 166, 259  
*Panthera* 32, 49, 84, 89, 93, 101, 104, 111, 113, 128, 130, 131, 147, 148, 165, 169, 170, 171, 188, 191, 240, 248, 249, 250, 251  
*Pantherkatzen*, Verbreitung 250  
*Pantholops* 97, 193, 282, 283  
*Pantodonta* 48  
*Pantodonta*, Verbreitung 319  
*Pantolambda* 155  
*Pantolestes* 159  
*Pantotheria* 43, 44  
*Pantotheria*, Verbreitung 313  
*Papagomys* 41, 111  
*Papio* 104, 107, 141, 148, 215, 217  
„*Pappaceras*“ = *Forstercooperia*  
*Pappictidops* 176  
*Pappocetus* 134, 285  
*Pappogeomys* 87  
*Pappotherium* 44, 153, 154, 174, 197  
*Parabderites* 125  
*Parabos* 186, 276, 278  
*Paracamelus* 186, 192, 268, 269  
*Paraceratherium* 181, 292  
*Parachleuastochoerus* 185  
*Paracitellus* 184, 223, 348  
*Paracolobus* 148, 216  
*Paracricetodon* 180, 227  
*Paracricetus* 184  
*Paracryptotis* 207  
*Paracynohyaenodon* 138  
*Paradelomys* 226  
*Paradiceros* 140, 145, 292  
*Paradidelphis* 199  
*Paradjidaumo* 160  
*Paradolichopithecus* 217  
*Paradomina* 163  
*Paradoxurus* 79, 111, 113, 252  
*Paraechinus* 105  
*Parauentelodon* 181  
*Paraethomys* 148, 185  
*Parahippus* 164, 295  
*Parailurus* 163, 185, 242  
*Paralactaga* 184, 227  
*Parallelerscheinungen* 17  
*Paralutra* 185, 241  
*Paramachairodus* 185  
*Paramacrauchenia* 125  
*Paramylodon* 129, 168, 169  
*Paramys* 91, 156, 157, 175, 176, 177, 222, 223  
*Paranomalurus* 142, 226  
*Paramourosorex* 207  
*Paramyctimene* 82  
*Paraonyx* 103, 108  
*Parapapio* 141, 217  
*Parapedetes* 142  
*Paraphiomys* 142, 234  
*Parapithecus* 135, 137, 213  
*Parapliohiprax* 301  
*Parapodemus* 185, 231  
*Pararhizomys* 233  
*Parascalops* 95, 168  
*Parasmiththus* 226  
„*Parasmiththus*“ = *Plesiosmiththus*  
*Parasorex* 103  
*Parastrapotherium* 125  
*Paratalpa* 208  
*Paratethys* 23, 27, 68, 187, 288, 309  
*Paratoceras* 166  
*Paratritemnodon* 178  
*Paratylopus* 268  
*Paraulacodon* 184  
*Pardofelis* 111  
*Parictis* 242  
*Parietobalaena* 285  
*Parmularius* 148, 280

„Paromomyiformes“ = Plesiadapiformes  
*Paromomys* 155, 212  
*Parotomys* 107  
*Parurmiatherium* 16, 186, 283  
*Parvericus* 163, 206  
*Patene* 121, 122, 199  
*Patriocetus* 182, 286  
*Patriofelis* 158, 160  
*Patriomanis* 157, 238  
*Paulchoffatia* 173  
*Paulocnus* 237  
*Paurodon* 153  
*Pazifik*, Geschichte des 65  
*Pecarichoerus* 144, 185, 263  
*Pecora* 270 ff.  
*Pectinator* 223  
*Pedetes* 102, 107, 148, 222, 225, 226  
*Pediomys* 154, 197  
*Pelea* 108  
*Pellegrinia* 41, 190, 224  
*Peloroceras* 280  
„*Peloroceras*“ 147  
*Pelorovis* 148, 277, 278  
*Peltophilus* 124, 127, 235, 236  
*Peltocoelus* 124  
*Pelycodus* 159, 212  
*Pentalagus* 258, 259  
*Peraadectes* 155, 156  
*Peraiocynodon* 173  
*Peralestes* 174  
*Perameles* 114, 120, 198, 201  
*Perameloidae* 201  
*Peramus* 174  
*Peratherium* 91, 158, 175, 176, 180, 182, 197  
*Perchoerus* 161, 162, 166, 263  
*Percrocuta* 143, 182, 183, 185, 254  
*Peridyromys* 180, 184, 225  
*Perikala* 117, 201  
*Perissodactyla* 289 ff.  
*Perissodactyla*, Verbreitung 319  
*Perodicticus* 103, 105, 213  
*Perognathus* 95, 165, 170, 223  
*Peromyscus* 94, 95, 165, 170, 227, 228  
*Peroryctes* 114, 118, 201  
*Perunium* 182, 183, 185, 242  
*Perutherium* 121  
*Petauria* 190  
*Petaurista* 111, 113, 224  
*Petauristodon* 165  
*Petaurus* 80, 81, 118, 198, 201  
*Petemyia* 184, 189, 207  
*Petenyiella* 207  
*Petrodomus* 103, 208  
*Petrogale* 81, 115  
*Petromus* 102, 107, 222, 234  
*Petromyscus* 107  
*Pfeifhasen*, Verbreitung 260  
*Phacochoerus* 103, 104, 108, 192, 264, 265  
*Phalanger* 75, 79, 80, 81, 118, 198, 201  
*Phalangeroidea* 201  
*Phanourios* 192  
*Phascogale* 80, 81, 198  
*Phascolarctos* 37, 38, 79, 80, 81, 120, 198, 201  
*Phascolestes* 174  
*Phascolodon* 153  
*Phascolonus* 117, 119, 202  
*Phascolosorex* 200  
*Phascolotherium* 173  
*Phenacodus* 155, 156, 157, 160, 175, 177  
*Phenacolemur* 155, 159, 212  
*Phenacolophus* 176  
*Phenacomys* 95, 170  
*Phenacotragus* 281  
„*Philistomys*“ = *Myomimus*  
*Phiocricetomys* 138  
*Phiomia* 136, 137, 138, 302, 305  
*Phiomyoides* 139, 142  
*Phiomys* 135, 233, 234  
*Phlaocyon* 242  
*Phloeomys* 111, 113, 228  
*Phoberodon* 286  
*Phoberomys* 127  
*Phoca* 96, 99, 185, 253, 256, 257, 258  
*Phocaena* 287, 288  
*Phocaenoides* 288  
*Phocanella* 257  
*Phocartes* 82, 254  
*Phocidae*, Verbreitung 256  
*Phocoidea* 257 ff.  
*Pholidota* 49, 238, 239  
*Pholidota*, Verbreitung 316  
*Phthinilla* 142  
*Phyllonycteris* 87  
*Phyllostomus* 87  
*Phyllostillon* 187  
*Phyllotis* 85, 87, 227  
*Phylogenetik* 17  
*Phylogenetic* 17  
*Physeter* 287, 288  
*Physeterula* 187  
*Picrodus* 155, 219  
*Piezodus* 181, 259, 261  
*Pilchenia* 125  
*Pilosa* 236, 237  
*Pinnipedia* 48  
*Pipistrellus* 95  
*Pireddamys* 224  
*Pithanotaria* 167, 254  
*Pithecia* 86, 211, 214  
*Pitheculus* 127  
*Pitikantia* 118, 203  
*Pitymys* 95, 170, 231

*Placentidens* 177, 209  
*Plagiaula*x 173  
*Plagiodontia* 86, 129, 132  
*Plagiolophus* 177, 295  
*Plagiomene* 209  
*Plaina* 127  
*Planetetherium* 157, 209  
*Planops* 127  
*Platacanthomys* 111, 113, 228, 229  
*Platanista* 99, 113, 286, 287  
„plate tectonics“-Konzept 58  
*Plattentektonik* 58  
*Platybelodon* 145, 167, 187, 303, 305  
*Platynchoerops* 177, 212  
*Platygonus* 130, 169, 171, 263  
*Platylithax* 288  
*Platysophys* 180, 182  
*Platypitamys* 123, 124, 233  
*Platyrrhini* 211, 214  
*Platystegodon* 306  
*Plesiaceratherium* 187, 292  
*Plesiadapiformes* 210  
*Plesiadapis* 91, 155, 156, 159, 176, 177, 212  
*Plesiaddax* 186  
*Plesictis* 241, 242  
*Plesiocetus* 187, 286  
*Plesiodimylus* 184, 206  
*Plesiogulo* 185, 241  
*Plesiomiacis* 239  
*Plesioryctopus* 150, 312  
*Plesiosminthus* 180, 226  
*Plesiotypeotherium* 128  
*Plesippus* 171, 297  
*Pleuraspidothereum* 176  
*Pleurocoelodon* 125  
*Pleurolicus* 223  
*Pliauchenia* 166, 268  
*Pliocervus* 144  
*Pliodolichotis* 233  
*Pliogale* 165, 241  
*Pliohippus* 167, 296, 297, 298  
*Pliohiprax* 187, 301  
*Pliolagostomus* 127  
*Pliomastodon* 167  
*Pliometanastes* 163  
*Pliomys* 190, 230  
*Plionarctos* 165, 242, 243  
*Pliopedia* 167  
*Pliopentalagus* 185, 259  
*Pliopetaurista* 184, 224  
*Pliopetes* 184, 224  
*Pliopithecus* 184, 215, 216  
*Pliopotamys* 230  
*Pliosaccommys* 165, 223  
„*Plioselevinia*“ 225  
*Pliospalax* 184, 233  
*Pliotaxidea* 165, 241  
*Plioviverrops* 254  
*Pliozapus* 165, 226  
*Plithocyon* 185, 243, 245  
*Pluvialzeiten* 146  
*Poëbrodon* 267, 268  
*Poëbrotherium* 161, 262, 267, 268, 269  
*Poecilogale* 108  
*Poelagus* 103, 108  
*Poëphagus* 171, 277, 278  
„*Polonomys*“ = *Promimomys*  
„*Polwanderungen*“ 59, 60  
*Polycladus* 272  
*Polydolops* 200  
*Pomonomys* 142, 234  
*Pondaungia* 136  
*Pongo*, 111, 188, 190, 215, 216  
*Pontifactor* 155  
*Pontolis* 167, 254  
*Pontoporia* 89, 286  
*Postschizotherium* 194, 289, 301  
*Potamarchus* 127, 234  
*Potamochoerus* 106, 108, 143, 192, 262, 264  
*Potamogale* 102, 105, 204, 205  
*Potamosiren* 128, 309  
*Potamotelses* 154  
*Potamotherium* 178, 179, 181, 185, 241  
*Potorous* 115, 202  
*Potos* 88, 242  
*Praealces* 191, 192, 272  
*Praedama* 192, 272  
*Praedamalis* 280  
*Praedicrostonyx* 230  
*Praekogia* 167, 286  
*Praemadoqua* 281  
*Praemegaceros* 192, 272  
*Praevibos* 192, 283  
*Praepusa* 258  
*Praesorex* 103, 105  
*Praomys* 148  
*Pratilepus* 166, 259  
*Preptoceras* 171, 283  
*Preptotheria* 45  
*Presbytis* 111, 190, 215, 216  
*Priacodon* 153  
*Primates* 210 ff.  
*Primates*, Verbreitung 315  
*Primelephas* 145, 306  
*Priodontes* 83  
*Prionailurus* 111  
*Prionessus* 175, 176  
*Prionodelphis* 129, 145, 253, 257  
*Prionodon* 111  
*Prionotemnus* 202  
*Pristiphoca* 185  
*Proadinothereum* 125

*Proailurus* 178, 179, 181, 248, 249  
*Proamblysomus* 148  
*Proamphibos* 277, 278  
*Proantilocapra* 166, 275  
*Probainognathus* 121  
*Probathyopsis* 155  
*Proborhyaena* 125  
*Proboscidea* 302 ff.  
*Proboscidea*, Ausbreitung 304  
*Proboscidea*, Verbreitung 307, 320  
*Proboscelaphus* 193, 277  
*Probubalis* 280  
*Probubalus* 192  
*Procadurcodon* 178, 292  
*Procamelus* 166, 262, 267, 268  
*Procamptoceras* 191, 192, 281, 282  
*Procapra* 193, 281  
*Procapreolus* 186, 272  
*Procavia* 99, 102, 103, 148, 194, 301  
*Procerberus* 154, 205  
 $\text{„Procervus“}$  272  
*Prochorese* 9  
*Prochrysochloris* 139, 141, 205  
*Procladosictis* 122  
*Procolobus* 107, 216  
*Proconsul* 139, 142, 215, 216  
*Procoptodon* 118, 119, 202  
*Procoryphodon* 176  
*Procynocephalus* 190, 217  
*Procyon* 88, 92, 93, 130, 170, 240, 242  
*Prodamaliscus* 280  
*Prodiacodon* 155, 159  
*Prodinoceras* 176, 178  
*Prodinotherium* 145, 308  
*Prodolichotis* 126, 127, 233  
*Prodremotherium* 181, 270  
*Proechimys* 86, 231  
*Proedium* 125  
*Proeuphractus* 127  
*Proeutatus* 124, 127  
*Profelis* 109, 113  
*Progalago* 139, 141, 213  
*Progarzonia* 122, 123  
 $\text{„Progenetta“} = \text{Miohyaena}$   
*Progonomys* 143, 185, 231  
*Prohalemur* 156  
*Proheliophobius* 235  
*Proheteromys* 165, 223  
*Prohylobates* 141, 216  
*Prohyracodon* 177  
*Prohyrax* 145, 301  
*Prokennalestes* 174  
*Prolagostomus* 127  
*Prolagurus* 231  
*Prolagus* 185, 191, 259, 261  
*Prolapsus* 160  
*Proleptobos* 277, 278  
*Prolibytherium* 144, 273, 274  
*Promacrauchenia* 128  
*Promartes* 165  
*Promephitis* 185, 241  
*Prometheomys* 230  
*Promimomys* 165, 185, 230  
*Promops* 87  
*Promylodon* 127, 237  
*Promyrmecophaga* 127  
 $\text{„Promyrmecophaga“} = \text{Protamandua}$   
*Proneofiber* 230  
*Pronolagus* 103, 108, 258, 259  
*Pronothodectes* 155  
*Pronothrotherium* 126, 127, 237  
 $\text{„Pronotochoerus“}$  144, 149  
*Pronycticebus* 212  
*Proochotona* 259  
*Propachynolophus* 295  
*Propachyrucos* 123, 125  
*Propalaeanodon* 239  
*Propalaechoerus* 263  
*Propalaehoplophorus* 124, 126, 237  
*Propalaeomeryx* 273  
*Propalaeosinopa* 176  
*Propalaeotherium* 181  
*Propanochthus* 127  
*Prophyseter* 187  
*Propithecus* 105, 213  
*Propleopus* 119, 202  
*Propliopithecus* 138, 216  
*Propotamochoerus* 185, 265  
*Propotto* 141  
*Propterodon* 178  
*Proputorius* 241  
*Propyrotherium* 124  
*Prorastomus* 124, 309  
*Prorithrodion* 130  
*Prorosmarus* 167, 254  
*Proscalops* 207  
*Proscapanus* 184, 208  
*Prosciurus* 160, 180, 221  
*Prosiphneus* 229  
 $\text{„Prosomys“} = \text{Promimomys}$   
*Prosotherium* 128  
*Prospalax* 184, 190, 233  
*Prosqualodon* 118  
*Prosthennops* 164, 166, 263  
*Prostrepiceros* 186, 280, 281  
*Protabrocoma* 127  
*Protadelomys* 226  
*Protalactaga* 184, 227  
*Protamandua* 238  
*Protapirus* 160, 161, 178, 179, 289, 290, 291  
 $\text{„Protapirus“}$  181  
*Protarsomys* 143, 229

*Protatera* 229  
*Protauchenia* = *Palaeolama* 130  
*Protechinus* 141, 206  
*Proteles* 87, 107, 148, 240, 252  
*Protembolotherium* 178  
*Protlemnodon* 119, 202  
*Protenrec* 139, 141, 205  
*Proterix* 206  
*Proterotherium* 128  
*Proteutheria* 48  
*Prothaetherium* 125  
*Prothylacinus* 20, 125, 126, 198, 199  
*Prothyracodon* 292  
*Proticia* 122  
*Protictis* 239  
*Protictitherium* 252  
*Protitan* 178  
*Protoadapis* 177, 180, 212  
*Proto-Atlantik* 58  
*Protobalaena* 187  
*Protoceras* 161, 262  
*Protocetus* 134, 178, 284, 285  
*Protocyon* 128, 130  
,,*Protocyon*“ 246  
*Protodelphis* 288  
*Protodichobune* 177, 263  
*Protodidelphis* 121, 199  
*Protoglyptodon* 127  
*Protohydrochoerus* 127, 233  
*Protolabis* 268  
*Proto-Pazifik* 65  
*Protophocaena* 187, 288  
*Protoreodon* 267  
*Protosciurus* 159  
*Protosiren* 134  
*Protospermophilus* 224  
*Protosteiromy* 124, 233  
*Prototherium* 309  
*Protoryx* 186, 280  
,,*Prototocyon*“ = *Otocyon*  
*Prototomus* 177  
*Prototomys* 148  
*Protozerus* 107  
*Protragelaphus* 186, 281  
*Protragocerus* 140, 144, 186, 275  
*Protrogomorpha* 221  
*Protungulatum* 154  
*Protylopus* 267, 268  
*Protypotheroides* 141, 209  
*Protypotherium* 126, 128  
*Provinzen, tiergeographische* 73, 74  
*Prozaëdius* 124, 127  
*Prozalambdalestes* 174  
*Prozeuglodon* 134, 285  
*Psalodon* 153  
*Pseudaelurus* 185, 248, 249  
*Pseudalces* 186  
*Pseudamphicyon* 184  
*Pseudamphimeryx* 177  
*Pseudaplodon* 184, 221  
*Pseudarctos* 185, 245  
*Pseudeutatus* 122  
*Pseudhalmarhiphus* 125, 200  
*Pseudhegetotherium* 128  
*Pseudictops* 176, 178, 258  
*Pseudocivetta* 148, 252  
*Pseudocylindrodon* 180  
,,*Pseudocynodictis*“ = *Hesperocyon*  
*Pseudocyonopsis* 181  
*Pseudogalerix* 184  
*Pseudohydromys* 79, 82, 231  
*Pseudois* 192, 282, 283, 284  
*Pseudolabis* 268  
*Pseudoloris* 177, 180, 213  
*Pseudomeriones* 229  
*Pseudomys* 34, 35, 82, 120, 231  
*Pseudorca* 288  
*Pseudorhinolophus* 219  
*Pseudorhynchocyon* 136, 177, 208  
,,*Pseudorophodon*“ = *Palaeopeltis*  
*Pseudosciurus* 180  
*Pseudospalax* 142  
*Pseudostegotherium* 124  
*Pseudostylops* 124  
*Pseudotheridomys* 163, 165, 180, 184  
*Pseudotragus* 186  
*Pseudotrimylus* 163, 206  
*Pseudotypotherium* 128  
*Psittacotherium* 155, 156, 157  
*Pteralopex* 82  
*Pterodon* 135, 138, 178  
*Pteromys* 165, 190, 222, 224  
*Pteronura* 88  
*Pteropus* 82, 105, 113, 218, 219  
*Ptilocercus* 109, 113, 204, 210  
*Ptilodus* 155  
*Ptolemaia* 136, 311  
*Pudu* 88, 130, 272, 273  
,,*Puduella*“ = *Pudu*  
*Pultiphagonides* 148, 280  
*Puma* 130, 171, 249, 251  
*Purgatorius* 154, 210  
*Pusa* 99, 258  
*Pygathrix* 111, 216  
*Pyramios* 118, 203  
*Pyrotherium* 123, 125

Q

*Quemisia* 132  
*Quercygale* 177  
*Quercysorex* 206

R  
*Rabaticeras* 281  
*Rakomeryx* 166  
*Rakomylus* 166, 267, 268  
*Ramapithecus* 142, 216  
*Ramsayia* 119, 202  
*Rangifer* 32, 92, 93, 101, 169, 171, 188, 190, 192, 194, 270, 271, 273  
*Raphicerus* 108  
*Rattus* 82, 113, 190, 222, 228, 231  
*Ratufa* 111, 113  
*Redunca* 108, 149, 280  
 Regionen, tiergeographische 70 ff.  
*Reithrodon* 85, 87, 129, 130, 131, 228  
*Reithrodontomys* 95, 170, 227  
*Reithroparamys* 223  
 Reliktareal 35  
*Remiculus* 176, 177  
 „*Revilliodia*“ 177  
 „*Rhachianectes*“ = *Eschrichtius*  
*Rhagatherium* 138, 177  
*Rhinoceros* 111, 182, 183, 187, 193, 290, 292, 293, 294  
 Rhinocerotidae, Verbreitung 294  
*Rhinolophus* 82, 190, 219  
*Rhinonicteris* 82  
*Rhinopithecus* 111, 216  
*Rhinotitan* 178  
*Rhizomys* 111, 113, 184, 190, 222, 228, 231  
*Rhizophascolonus* 117, 202  
*Rhodanomys* 180  
*Rhogeessa* 87  
*Rhynchippus* 123, 125  
*Rhynchocyon* 103, 139, 141, 148, 208, 209  
*Rhynchogale* 103, 107  
*Rhyncholestes* 83, 200  
*Rhynchomeles* 79, 114, 201  
*Rhynchomys* 111  
*Rhynchotherium* 167, 172, 303, 304, 305  
*Rhynchotragus* 108  
 „*Rhytina*“ = *Hydrodamalis*  
*Ricardolydekkeria* 122  
 Robben, Verbreitung 255, 256  
 Rodentia 220 ff.  
 Rodentia, Verbreitung 316  
*Romerolagus* 258, 259  
*Ronzotherium* 292  
*Rooneyia* 159, 213  
 Rotes Meer, Geschichte 68  
*Rotundomys* 184, 229  
*Rousettus* 82, 113  
*Rucervus* 272  
*Rudapithecus* 184  
 Rüsseltiere, Ausbreitung 304  
 Rüsseltiere, Verbreitung 307  
*Rupicapra* 50, 99, 101, 192, 276, 281, 282  
*Rusa* 192, 272  
*Ruscinomys* 229  
*Rytiodus* 182  
 S  
*Sabadellictis* 241  
*Saccolaimus* 219  
*Saccopteryx* 87  
*Saccostomus* 148  
*Sachalinocetus* 286  
 Säbelzahnkatzen(-typ) 17, 19  
*Saghatherium* 135, 137, 301  
*Saguinus* 86, 214  
*Saiga* 97, 101, 169, 188, 189, 192, 193, 276, 282, 283  
*Saimiri* 86, 214  
*Salanoia* 106, 107, 152, 252  
*Salpingotus* 227  
*Samotherium* 144, 274  
*Sangamona* 171  
*Sansanosmilus* 185, 248, 249  
*Sarcophilus* 79, 80, 118, 119, 120, 200  
*Sardomys* 224  
*Saturninia* 177, 205  
*Saurocetus* 167  
*Saurodelphis* 286  
*Sayimys* 142, 184, 224  
*Scalabrinitherium* 128  
*Scaldicetus* 167, 187, 286  
*Scalopoides* 163, 208  
*Scalopus* 95, 168, 208  
*Scandentia* 47, 48, 204, 209, 210  
*Scandentia*, Verbreitung 315  
*Scapanus* 95, 163, 168  
*Scapteromys* 227  
*Scaptochirus* 208  
*Scaptonyx* 208  
*Scarritia* 123, 125  
*Scelidotherium* 127, 133, 236, 237  
 „*Seeparnodon*“ = *Phascolonus*  
*Schaubeumys* 159, 165, 226  
*Schismotherium* 127  
*Schistomys* 233  
*Schizochoerus* 185, 263  
*Schizodelphis* 288  
*Schizotherium* 178, 179, 181, 289  
*Schlosseria* 178  
 „*Schlossericyon*“ = *Sivanasua*  
*Schoinobates* 81, 201  
*Scirtopoda* 227  
*Sciuravus* 158, 177, 178  
*Sciurillus* 87, 224  
*Sciurodon* 180, 221  
*Sciurooides* 177  
*Sciromorpha* 223 ff.

*Sciurus* 87, 95, 99, 133, 165, 170, 184, 190, 194, 222, 224  
*Scotamys* 124, 234  
*Scotonycterus* 105  
*Scottimus* 159, 227  
*Scraeva* 177  
*Scutisorex* 102, 103, 105, 206  
„Sea-floor spreading“ Konzept 56 ff.  
*Seehunde*, Verbreitung 256  
*Seekühe*, Verbreitung 310  
*Selenomys* 221  
*Selevinia* 99, 222  
*Semanotor* 185, 241, 257  
*Semigenetta* 185, 252  
„*Semnopithecus*“ = *Presbytis*  
„*Serbelodon*“ = *Amebelodon*  
„*Serengeticeras*“ = *Ceratotherium*  
*Serengetilagus* 148, 259  
*Setifer* 105, 205  
*Setonix* 81, 115  
*Shamolagus* 178, 258, 261  
*Shikamainosorex* 207  
*Sibbaldus* 286  
*Sicista* 97, 99, 226  
*Sigmodon* 87, 95, 227  
*Sika* 192  
*Simamphicyon* 177, 239, 245  
*Simatherium* 148, 277, 278  
*Simenia* 247  
*Simias* 216  
*Simimys* 159, 226, 227  
*Simocyon* 185, 241  
*Simopithecus* 141, 147, 148, 149, 217  
*Sinictis* 185, 241  
*Sinoconodon* 44, 62, 173  
*Sinocricetus* 229  
*Sinohippus* 186  
*Sinolagomys* 178, 179, 259  
*Sinomegaceros* 192, 272  
*Sinoreas* 280  
*Sinotherium* 187  
„*Sinotherium*“ 295  
*Sinotragus* 280  
*Sirenavus* 178, 309  
*Sirenia* 308 ff.  
*Sirenia*, Verbreitung 320  
*Sivacanthion* 182, 183, 234  
„*Sivacanthion*“ 184  
*Sivacapra* 191, 282, 283  
*Sivachoerus* 143, 191, 192, 264, 265  
*Sivacobus* 280  
*Sivadenota* 280  
„*Sivafelis*“ = *Acinonyx*  
„*Sivahyus*“ = *Hyosus*  
*Sivanasua* 185, 242  
*Sivaonyx* 185, 241  
*Sivapithecus* 142, 184, 216  
*Sivatherium* 146, 147, 148, 188, 189, 273, 274  
*Sivoreas* 280  
*Sloankaatar* 173  
*Smilodectes* 159, 212  
*Smilodon* 19, 20, 130, 131, 169, 171, 240, 248,  
249  
„*Smilodontidium*“ = *Smilodon*  
*Sminthoides* 227  
*Sminthopsis* 200  
*Sminthozapus* 226  
*Soergelia* 192, 283  
*Solenodon* 42, 45, 87, 204, 205  
*Sorex* 87, 95, 139, 141, 163, 168, 184, 189, 204  
*Soricella* 184, 207  
*Soricomorpha* 204, 206 ff.  
*Sotaria* 89, 288  
*Sousa* 288  
*Spalacopus* 86  
*Spalacotheroides* 153, 154  
*Spalacotherium* 174  
*Spalax* 17, 99, 190, 222, 228, 233  
*Sparassocynus* 127, 199  
*Spelaeomys* 41, 190, 231  
*Speothos* 21, 88, 130, 245, 246, 247, 248  
*Spermophilinus* 184  
*Spermophilopsis* 224  
*Spezialhomologien* 17  
*Sphenophalos* 166, 275  
*Sphenopsalis* 176  
*Spilogale* 93, 165, 170, 241  
*Spirocerus* 281  
*Spitzbergen-Route* 154, 197  
*Squalodelphis* 286  
*Squalodon* 162, 167, 187, 286, 287  
„*Squalodon*“ 168  
*Steatomys* 107, 229  
*Stegodibelodon* 305  
*Stegodon* 145, 148, 187, 188, 189, 193, 303, 304,  
306  
*Stegomastodon* 130, 167, 172, 303, 305  
*Stegotetrabelodon* 145, 303, 305  
*Stegotheriopsis* 235  
*Stegotherium* 126, 127, 235, 236  
*Stehlinia* 177, 219  
*Steiromyrs* 126, 127  
*Stenella* 288  
*Steneofiber* 180, 183, 184, 225  
*Steno* 287, 288  
„*Stenodelphis*“ = *Pontoporia*  
*Stenoechinus* 163  
*Stenogale* 181, 248  
*Stenomylus* 164, 166, 267, 268  
*Stenoplesictis* 177, 248, 252  
*Stephanocemas* 272  
*Stephanomys* 185

*Stereodelphis* 187  
*Sthenictis* 165  
*Sthenurus* 119, 202  
*Stilotherium* 125, 200  
*Stirtonia* 127, 214  
„*Strepsiceros*“ = *Tragelaphus*  
*Strepsirhini* 210, 211  
*Sturnira* 87  
*Stylinodon* 158, 160  
*Stylochoerus* 265  
*Stylohipparion* 146, 147, 297  
*Subhyracodon* 292  
Subprimaten 47  
Subregionen 71, 73, 74, 77, 79  
„Subungulata“ 48  
Südamerika, vorzeitliche Faunen 121ff.  
Südostasienroute der Beuteltiere 54, 116  
*Suillotaxus* 239, 241  
*Suina* 263ff.  
*Sulcicephalus* 306  
*Suncus* 106, 148, 184, 189  
Superprovinzen, tiergeographische 74  
*Suricata* 102, 107, 148, 252  
*Sus* 101, 111, 113, 185, 192, 262, 264, 265  
*Susu* = *Platanista*  
„Sweepstakes routes“ 36, 37, 173  
*Syconycteris* 82, 219  
*Sylvicapra* 108  
*Sylvilagus* 85, 87, 93, 94, 129, 130, 171, 258, 259,  
  261  
*Sylvisorex* 206  
*Symbos* 16, 171, 276, 282, 283  
*Symmetrodonta* 43, 44  
*Symmetroonta*, Verbreitung 313  
*Symphalangus* 111, 190, 215  
*Synaptomys* 95, 170, 230  
*Syncerus* 103, 104, 108, 277, 278, 279  
*Synconolophus* = *Choerolophodon*  
*Syndyoceras* 164, 166, 262  
*Synthetoceras* 166

T

*Tachyglossus* 79, 80, 119, 195  
*Tachyoryctes* 102, 109, 231, 233  
*Tachyoryctoides* 184  
*Tadarida* 82, 95, 219  
Taeniodonta, Verbreitung 316  
*Taeniolabis* 155  
*Talpa* 97, 99, 184, 189, 204  
*Tamanalces* 272  
*Tamandua* 83, 133, 238  
*Tamias* 93, 165, 170, 224  
*Tamiasciurus* 93, 170  
*Tana* 109  
„*Tanupolama*“ = *Hemiauchenia*  
*Taphozous* 82, 219  
„*Tapinochoerus*“ 149

*Tapiravus* 166  
*Tapirella* 88  
*Tapirus* 84, 88, 111, 113, 129, 130, 131, 169,  
  170, 182, 183, 186, 188, 189, 193, 290, 291,  
  292  
*Tarsiiformes* 213  
*Tarsipes* 80, 81, 198, 201  
*Tarsius* 75, 111, 113, 211  
*Tasmacetus* 286  
*Tataromys* 142, 180, 224  
Tatarski-Landbrücke 54, 297  
*Tauicanamo* 185, 263  
*Taurotragus* 108, 147, 149, 276, 280  
*Taxidea* 92, 93, 170  
Taxonomie 14, 42ff.  
*Tayassu* 33, 84, 88, 130, 131, 171, 263  
*Tayra* 85, 131  
„*Teilhardella*“ = *Apatemys*  
*Teilhardia* 175  
*Teilhardina* 177  
*Teleoceras* 163, 164, 166, 292, 293, 294  
*Teleolophus* 178, 181  
*Telicomys* 127  
*Telmatodon* 185  
*Temnocyon* 246  
*Tenrec* 105, 106, 151, 204, 205  
Tenrecomorpha 204, 205  
*Testouromys* 142  
*Tethys* 23, 27, 62, 65, 68, 69, 113, 175, 285  
„*Tethys*“-Verbreitung 136  
*Tetonius* 159, 213  
*Tetracerus* 111, 193, 275  
*Tetraclaendonod* 289  
*Tetraconodon* 185, 191, 192, 264, 265  
*Tetralophodon* 167, 305  
*Tetramerya* 171, 275  
*Tetraprotodon* 192, 266, 267  
*Tetrastylus* 127, 234  
*Teutomanis* 238  
*Thalassoleon* 254  
*Thalattosiren* 187, 309  
*Thamnomys* 148  
*Thecurus* 111  
*Theosodon* 128  
„*Therailurus*“ = *Dinofelis*  
Therapsida 42, 43, 121  
*Theridomys* 178, 179, 180, 226  
*Theropithecus* 103, 107, 141, 149, 152, 217  
*Thinohyus* 162, 263  
*Thlaeodon* 197  
„*Thlaeodon*“ = *Didelphodon*  
*Thoatherium* 126, 128  
*Thomashuxleya* 123  
*Thomomys* 95, 170, 223  
*Thos* 191  
„*Thos*“ 246, 247  
*Thryonomy* 102, 107, 222, 234

*Thule-Landbrücke* 62  
*Thylacinus* 20, 38, 79, 80, 119, 120, 122, 198, 200  
*Thylacis* = *Isoodon*  
*Thylacis* 201  
*Thylacodictis* 125  
*Thylacoleo* 118, 119, 120, 198, 201  
*Thylacomys* 201  
*Thylacomys* = *Macrotis*  
*Thylacosmilus* 19, 20, 125, 126, 198, 200  
*Thylogale* 81, 120, 202  
*Thyrohyrax* 137  
*Thyroptera* 87  
*Ticholeptus* 166  
 Tiergeographie, Grundlagen der 13 ff.  
*Tillodon* 160  
 Tillodontia 48  
 Tillodontia, Verbreitung 318  
 $\text{``Tillotherium''}$  = *Tillodon*  
*Tinodon* 153  
*Tiphyocetus* 168  
*Titanodectes* 295  
*Titanohyrax* 137, 301  
*Titanoides* 155  
*Titanomys* 181, 259, 261  
*Titanotylopus* 171, 267  
*Tolypterus* 83  
*Tomarctus* 164, 165, 245, 246  
*Tomopeas* 87  
*Tonatia* 87  
 Torresbrücke 79  
*Torynobelodon* 305  
*Tossunnoria* 186, 282, 283  
*Toxodon* 131, 133  
*Trachelocele* 281  
*Trachytherus* 125  
*Tragelaphus* 104, 108, 149, 276, 280  
*Tragocerus* 182, 183, 186, 275, 276  
*Tragoreas* 280  
*Tragulus* 21, 108, 111, 113, 192, 262  
*Transpithecus* 122  
*Tremacebus* 214  
*Tremarctos* 84, 88, 170, 240, 242, 243  
 $\text{``Tremarctotherium''}$  = *Arctodus*  
*Triakitis* 70  
*Triceromeryx* 186, 273  
*Trichechus* 89, 95, 109, 309, 310  
*Tricedenon* 172, 253, 256  
*Trichosurus* 81, 200, 201  
*Trichys* 111, 234  
*Triconodon* 173  
*Triconodonta* 43, 44  
 Triconodonta, Verbreitung 313  
*Tricuspidon* 176  
*Trigodon* 126, 128  
*Trigonias* 162, 290, 292, 293, 294  
 $\text{``Trigonictis''}$  = *Pannonictis*  
*Trigonostylopidea*, Verbreitung 319  
*Trigonostylops* 122  
*Trilophodon* 304  
 $\text{``Trilophodon''}$  = *Gomphotherium*  
*Trilophomys* 184, 229  
*Trimylus* 180, 206  
 $\text{``Trimylus''}$  184  
*Trioracodon* 153, 173  
*Triplopus* 162, 292  
*Tritemnodon* 160  
*Tritylodon* 133  
*Trocharion* 185, 241  
*Trochictis* 241  
*Trochotherium* 185  
*Trogontherium* 188, 190, 225  
*Troposodon* 119  
*Tsaidamotherium* 16, 282, 283  
*Tschalimys* 223  
 Tubulidentata 311 ff.  
 Tubulidentata, Verbreitung 319  
*Tubulodon* 144, 311  
*Tungurictis* 182, 183, 185, 252  
*Tupaia* 48, 109, 113, 204, 210  
*Tupaiodon* 180, 205  
*Tupaiidea* 47  
 Turgaistraße 68, 97, 155, 175, 197  
 $\text{``Turcicus''}$  = *Zygolophodon*  
 $\text{``Turkanatherium''}$  = *Aceratherium*  
*Tursiops* 288  
*Tylocephalonyx* 167  
*Tylopoda* 267 ff.  
*Typhlomys* 111, 229  
*Typhotheridion* 133  
*Tyrrhenoglis* 225

U

*Udabnocerus* 275  
 Übergangsgebiete, tiergeographische 72, 76  
*Ugandax* 280  
*Uintacyon* 239  
*Uintatherium* 158, 160  
*Umpolungen* 29, 59  
*Uncia* 191, 250, 251  
*Unguiculata* 44, 45  
 Ur-Europa 56  
*Urmiaetherium* 16, 186, 283  
*Urocyon* 88, 93, 165, 170, 245, 246, 247, 248  
*Uromys* 34, 80, 82, 228  
*Uropsilus* 99, 207  
*Urotrichus* 189, 208  
 Ur-Ozeane 58 ff.  
*Ursavus* 185, 242, 243, 245  
*Ursus* 92, 93, 101, 113, 148, 165, 170, 185, 188,  
     191, 240, 242, 243, 244  
*Urtinotherium* 181  
*Ustatochoerus* 166  
*Utaetus* 122, 123, 235

## V

*Vampyrum* 87  
*Vanderhoofius* 167  
 „*Veragromovia*“ = *Helaletes*  
 Verbreitung, disjunkte 32  
 Verbreitung, diskontinuierliche 31  
 Verbreitung, kontinuierliche 31  
 Verbreitungsfaktoren 36 ff.  
 Verdrängungshypothese 39, 41  
*Vermilingua* 236, 238  
*Vespertiliavus* 219  
*Victoriaapithecus* 141, 216  
*Victorlemoinea* 122  
*Villanya* 185, 190  
*Villarroeomys* 233  
*Vishnuacobus* 280  
*Vishnuictis* 191  
*Viverra* 113, 185, 191, 240, 252  
*Viverravarus* 156, 157, 160, 177, 239  
*Vombatus* 19, 79, 80, 81, 120, 198, 202  
 Vorderindien, Drift von 65  
*Vormela* 191, 241  
*Vulcanisciurus* 142  
*Vulpavus* 158, 160, 239  
*Vulpes* 93, 99, 170, 191, 240, 245, 246, 247, 248

## W

*Wainka* 122  
*Wakaleo* 201  
*Walangania* 140, 144  
*Wallabia* 81, 115, 202  
*Wallacea* 65, 73, 76, 77, 109  
*Wallace(sche)* Linie 65, 73, 74, 75, 77, 109  
 Wanderungen 9, 35  
 Warvenchronologie 30  
 „*Wasatchia*“ = *Bunophorus*  
 Weber-Linie 75, 76, 77, 109  
 Wildhunde, Verbreitung 247  
 Wildrinder, Verbreitung 279  
*Woodromys* 224  
*Wortmania* 155  
*Wynyardia* 116, 117, 200

## X

*Xenarthra* 49, 235 ff.  
*Xenocephalus* 148  
*Xenocranium* 239  
*Xenocyon* 245  
*Xenothrix* 132, 214  
 Xenungulata, Verbreitung 319  
*Xeromys* 231  
*Xerus* 148  
*Xinyuictis* 178  
*Xiphodon* 177, 270  
*Xotodon* 128

## Y

*Yoderimys* 160  
*Yuodon* 176

## Z

*Zaglossus* 79, 80, 118, 119, 195, 196  
*Zalambdalestes* 174, 258  
 „*Zalambdodonta*“ 45, 203  
*Zalophus* 90, 96, 99, 172, 253, 254, 255  
*Zanycteris* 219  
*Zapus* 94, 95, 170, 222, 226  
*Zarafa* (= *Canthumeryx*) 144, 273, 274, 348  
*Zarachis* 168, 286  
 Zebras, Verbreitung 300  
*Zelceina* 189, 207  
*Zenkerella* 107, 139, 142, 225  
 „*Zeuglodon*“ = *Basilosaurus*  
*Ziphiodelphis* 288  
*Ziphiooides* 187  
*Ziphius* 287  
*Zodiolestes* 165  
*Zygodontomys* 130  
*Zygolestes* 200  
*Zygolophodon* 145, 187, 304, 306  
*Zygomaturus* 118  
*Zygorhiza* 178, 180, 285







**Illies**  
**Einführung in die Tiergeographie**  
1971. VIII, 91 S., 33 Abb., Tb. DM  
6,80 (UTB Nr. 2)

**Illies**  
**Limnofauna Europaea**  
Eine Zusammenstellung aller die  
europäischen Binnengewässer be-  
wohnenden mehrzelligen Tierarten  
mit Angaben über ihre Verbreitung  
und Ökologie  
2., überarb. und erg. Aufl., 1978.  
XVIII, 532 S., 1 Ausschlagtaf., Kstld.  
DM 186,—

**Jolly**  
**Die Entwicklung des Primatenver-  
haltens**  
1975. X, 318 S., 161 Abb., 21 Tab.,  
kart. DM 39,—

**Kämpfe**  
**Evolution und Stammesgeschichte  
der Organismen**  
1980. 411 S., 131 Abb., 12 Tab., Tb.  
DM 28,—

**de Lattin**  
**Grundrisse der Zoogeographie**  
1967. 602 S., 170 Abb., 25 Tab., Gzl.  
DM 96,—

**Kuhn/Schultze**  
**Handbook of Palaeoichthyology**  
**Vol. 2 · Placodermi**  
1978. VI, 128 pp., 94 fig., pb. DM  
128,—  
(Preference price for subscribers  
to the whole set DM 115,—)  
**Vol. 5 · Acanthodii**  
1979. VI, 62 pp., 35 fig., pb. DM 96,—  
(Preference price DM 84,—)

**In preparation:**  
**Vol. 1 · Introduction Agnatha · Vol.**  
**3 · Elasmobranchii. Paleozoic, Me-**  
**sozoic/Caenozoic · Vol. 4 · Holoce-**  
**phali Bradyodonti · Vol. 6 · Cros-**  
**sopterygii · Vol. 7 · Dipnoi · Acti-**  
**nopterygii I · Chondrostel, Holostel ·**  
**Vol. 9 · Actinopterygii II. Teleostei ·**  
**Vol. 10 · Otholithi**

